COUNTWAY LIBRARY
HC 4N25 1

ALLGEMEINE VERERBUNGSLEHRE

VON

VALENTIN HAECKER

3. AUFLAGE

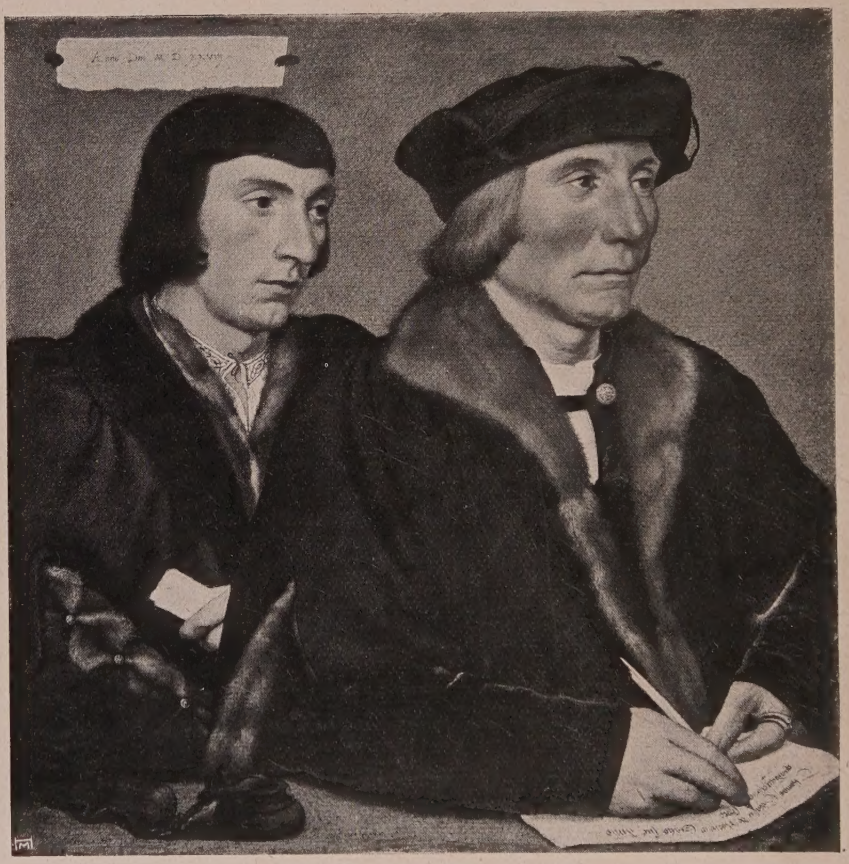
FRIEDR. VIEWEG & SOHN
BRAUNSCHWEIG

BOSTON MEDICAL LIBRARY
PURCHASED FROM THE INCOME OF THE
SAMUEL WHEELER WYMAN
MEMORIAL FUND

TO ENSLIN
ANDLUNG FÜR MEDIZIN

ALLGEMEINE

VERERBUNGSLEHRE



Doppelbildnis des Sir Thomas Godsalve und seines Sohnes John, von Hans Holbein d. J. (Dresden)

Nach Original-Aufnahme von Franz Hanfstaengl in München

GAT.

ALLGEMEINE

VERERBUNGSLEHRE

VON

VALENTIN HAECKER

PROFESSOR DER ZOOLOGIE IN HALLE-SAALE

DRITTE UMGEARBEITETE AUFLAGE

MIT EINEM TITELBILDE UND 149 FIGUREN IM TEXT

BRAUNSCHWEIG

DRUCK UND VERLAG VON FRIEDR. VIEWEG & SOHN

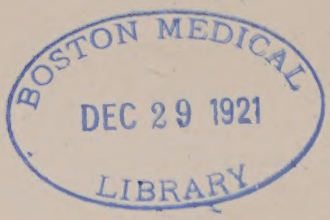
1921

2. Am 146

19372 Ky

Alle Rechte,
namentlich das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten.

Copyright, 1921, by Friedr. Vieweg & Sohn,
Braunschweig, Germany.



Aus dem Vorwort zur ersten Auflage.

Das vorliegende Buch bildet die ausführlichere Bearbeitung einer kleinen Vorlesung, welche ich seit einer Reihe von Jahren, zuerst an der Technischen Hochschule in Stuttgart und an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Hohenheim, später in Halle gehalten habe. Es soll dem Leser einen Überblick über eine verhältnismäßig junge Disziplin geben, welche, wie wohl kein anderer Zweig der Organismenlehre, den Charakter einer Sammelwissenschaft hat und demgemäß ihre Bausteine in gleicher Weise der Zoologie und Botanik, der Morphologie und Physiologie, der deskriptiv-mikroskopischen und der experimentellen Forschung entnimmt. Ebenso wie dem Studierenden in einer Vorlesung über Vererbungslehre die enge Fühlung und Wechselwirkung, welche im Grunde zwischen den von ihm zu bewältigenden Spezial- und Prüfungsfächern besteht, zum Bewußtsein gebracht werden kann, so soll auch, wie ich hoffe, der Leser den Eindruck erhalten, daß trotz der naturgemäß immer intensiveren Bearbeitung gewisser biologischer Einzelprobleme gerade auf dem Gebiete der Vererbungslehre das Interesse und die Freude an der synthetischen, naturphilosophischen Behandlung niemals aufgehört hat, und daß die gedankenlos nachgesprochene und nachgeschriebene Phrase, die Naturwissenschaft verliere sich immer mehr in Zersplitterung und Spezialisierung, auch in bezug auf die biologischen Probleme, zu keiner Zeit weniger am Platze war als gegenwärtig.

In Vorlesungen über Vererbungslehre kommt noch ein weiteres Moment didaktischer Art gewissermaßen von selber zur Geltung. Da nämlich diese Wissenschaft und das Interesse an ihr nicht gleichmäßig fortgeschritten ist, sondern zu verschiedener Zeit, sei es durch die vorauseilende Theorie, sei es durch besonders markante Entdeckungen, neue kräftige Impulse empfangen hat, so ergibt sich gerade bei ihr eine Darstellung nach historischen Gesichtspunkten als die nächstliegende, und es kann also bei der Behandlung des Stoffes der Sinn

für die Entwickelungsgeschichte der Wissenschaften und die Wissenschaftslehre überhaupt, die Kenntnis von der Bedeutung des Hypothetischen und von den allgemeinen Vorbedingungen und Mitteln eines tatsächlichen Fortschrittes gefördert werden. Auch in dem vorliegenden Buche schien ein Aufbau auf historischer Grundlage geboten zu sein, wobei indessen eine möglichst reinliche Scheidung zwischen den tatsächlichen Ergebnissen und den Anregungen und Zusammenfassungen theoretischer Art durchzuführen versucht wurde....

Diesen Gesichtspunkten formaler Art ist aber in dem Buche ein anderer übergeordnet worden. In der letzten Zeit ist eine ganze Reihe von lehrbuchartigen Zusammenfassungen erschienen, in welchen nur ein begrenzter Teil des Gesamtgebietes von bestimmten Fragestellungen aus ausführlich behandelt ist. Das gedankenreiche Werk Batesons, welches die Mendelschen Prinzipien zum Gegenstand hat, ist hier an erster Stelle zu nennen. Von zusammenfassenden Darstellungen dagegen, in welchen in gleicher Weise alle allgemein-physiologischen, cytologischen und experimentell-physiologischen Probleme zur Besprechung gekommen wären, liegt aus den letzten Jahren nur Thomsons „Heredity“ vor uns, und es mag überhaupt zweifelhaft erscheinen, ob eine derartige Zusammenfassung zurzeit noch von einem einzelnen bewältigt werden kann oder auch, ob die Zeit hierfür bereits gekommen ist.

Vielleicht darf aber am ehesten noch von seiten der Keimzellenforschung ein solcher Versuch unternommen werden, denn die Frage nach dem materiellen Substrat der Vererbungserscheinungen wird immer den letzten und wichtigsten Gegenstand der Vererbungslehre bilden müssen, und bei fast allen Untersuchungen experimenteller Art werden die Kernfragen der Protoplasma- und Zellenlehre berührt. Es sei nur an die Arbeiten über den Einfluß jedes der beiden Eltern auf die Nachkommen, über das eigentliche Wesen der Erbeinheiten, über den Zeitpunkt ihrer Spaltung und Wiedervereinigung, über die Spezifität der Erblichkeitserscheinungen, über die Geschlechtsbestimmung und andere erinnert.

Der Verfasser hat es schon zu wiederholten Malen in kleineren Zusammenstellungen unternommen, den Beziehungen zwischen bestimmten Ergebnissen der Experimental- und der cytologischen Forschung weiter nachzugehen. In dem vorliegenden Buche sollen nun diese Versuche in mehr systematischer Weise über möglichst weite Gebiete der Vererbungslehre ausgedehnt, die Verbindung zwischen

einzelnen ihrer Kapitel befestigt und dabei das Ziel im Auge behalten werden, das durch die Begründer unserer theoretischen Grundvorstellungen, besonders durch Weismann, vorgezeichnet und verfolgt worden ist und in dem Ausbau einer allgemeinen, auf eine einheitliche morphobiologische Basis gestellten Vererbungslehre besteht.

Wenn nun auch die Anschauungen und Überzeugungen, welche bei meinen früheren Versuchen als Wegweiser gedient und auch in diesem Buche den leitenden Faden gebildet haben, in vielen Punkten von denen mancher anderer Biologen verschieden sind, so ist doch versucht worden, auch die abweichenden Auffassungen möglichst gleichmäßig zum Worte kommen zu lassen, vor allem natürlich diejenigen, welche von bestimmendem Einfluß auf den Gang der Untersuchungen und die Deutung und Verknüpfung der Tatsachen gewesen sind. Die Literaturverzeichnisse am Schlusse der einzelnen Kapitel sollen in dieser Hinsicht dem Leser eine noch ausgedehntere Orientierung ermöglichen. In ihnen sind dreierlei Schriften aufgenommen worden: Die für die einzelnen Gebiete grundlegenden Werke; ferner zusammenfassende Darstellungen, in welchen sich weitere Literaturverweise finden, und endlich solche Arbeiten aus der jüngsten Zeit, in welchen ganz neue Beobachtungen mitgeteilt und neue Anregungen gegeben sind, welche also als Wegweiser in wissenschaftliches Neuland dienen können....

Halle a. d. S., im März 1911.

Aus dem Vorwort zur zweiten Auflage.

In der zweiten Auflage ist versucht worden, dem ursprünglich gesteckten Ziele noch etwas näher zu kommen und eine möglichst gleichmäßige Behandlung aller Arbeitsrichtungen durchzuführen. Dabei sollen allerdings nach wie vor die Ergebnisse der Keimzellenforschung das innere Band darstellen, wie ja auch die experimentelle Erblichkeitsforschung genau wie ihre Schwesterwissenschaft, die Entwickelungsmechanik, zuletzt immer wieder auf die Morphobiologie der Zelle

zurückgreifen muß, wenn sie die experimentell erlangten Ergebnisse ausbauen, vollständig verwerten und miteinander verbinden will.

Die neueste Literatur ist möglichst vollkommen herangezogen worden, auch den Büchern von Baur und Goldschmidt, welche im gleichen Jahre wie die erste Auflage erschienen sind, wurden einige Anregungen entnommen. ... besonderer Wert ist aber darauf gelegt worden, zahlreiche Stellen, mit deren Fassung ich nicht zufrieden war und welche, zum Teil wegen einer absichtlichen Knappheit der Darstellung, dem Anfänger Schwierigkeiten bieten mußten, lesbarer und verständlicher zu machen....

Halle a. d. S., im März 1912.

Vorwort zur dritten Auflage.

Die neue Auflage ist in den meisten Teilen stark umgearbeitet worden. So haben vor allem die Abschnitte, welche die Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften (jetzt Kap. 14 bis 17), die neueren Ergebnisse und Anschauungen auf dem Gebiet der Mendelforschung (besonders Kap. 24 bis 27), das Geschlechtsbestimmungsproblem (Kap. 25 und 35) und die Erblichkeitsverhältnisse beim Menschen (Kap. 30 und 31) behandeln, eine vollkommen neue Gestalt erhalten.

Im Vorwort zur ersten Auflage wurde auf die Keimzellenforschung als auf die eigentliche Grundlage und das vermittelnde Band aller Zweige der Vererbungswissenschaft hingewiesen. Heute ist dieses Verhältnis zu einer Selbstverständlichkeit geworden, und es ist nicht mehr nötig, für diesen Gedanken einzutreten. Es liegt im Gegenteil vielfach die Neigung vor, den Gewinn, welcher zurzeit aus den Ergebnissen der Chromosomenforschung gezogen werden kann, zu überschätzen, und in der Genugtuung darüber, daß nun wirklich eine enge Beziehung zwischen den sichtbaren Eigenschaften und dem Bau der Keimzellen hergestellt zu sein schien, wird leicht das Hypothetische und Unsichere, welches den meisten dieser Ergebnisse anhaftet, übersehen. So ist denn auch in dieser Auflage trotz oder besser infolge

der Überzeugung des Verfassers, daß gerade dieses Forschungsfeld ein besonders aussichtsreiches ist, der Kritik der herrschenden Chromosomenhypothesen ein breiter Raum gewährt (Kap. 32 bis 36) und gleichzeitig versucht worden, die Erforschung der entwickelungsgeschichtlichen und damit in letzter Linie auch der keimzellenphysiologischen Grundlagen der erblichen Eigenschaften noch auf einem anderen, systematisch verfolgbaren Wege anzubahnen (Kap. 28 und 29).

Mit Dank habe ich eine Anzahl von Berichtigungen und Anregungen, welche von den Rezensenten der zweiten Auflage, den Herren Lenz, E. Schwalbe, Tischler u. a., ausgingen, verwertet. Besonderen Dank bin ich aber auch diesmal dem verehrlichen Verlag von Friedr. Vieweg & Sohn schuldig, welcher alle Schwierigkeiten überwunden hat, um das Buch im wesentlichen in der alten Form und Ausstattung den Lesern vorzulegen.

Halle a. d. S., Februar 1921.

V. Haecker.

Inhaltsverzeichnis.

I. Abschnitt.

Seite

Historische Einleitung 1

1. Kapitel: Allgemeine Begriffe und vulgäre Erscheinungsformen der Vererbung 1
2. Kapitel: Systematische und klassifizierende Versuche; statistische und genealogische Methode 7

II. Abschnitt.

Die morphobiologischen Grundlagen der Vererbungslehre 18

3. Kapitel: Das Protoplasma 18
4. Kapitel: Zellenlehre, Zellkern 28
5. Kapitel: Kern- und Zellteilung 40
6. Kapitel: Fortpflanzung und Vererbung. Geschichte der Fortpflanzungszellen der Vielzelligen 50
7. Kapitel: Reife Fortpflanzungszellen und Befruchtung 63
8. Kapitel: Die Chromosomen in den generativen Zellen. Heterotypische Teilung und Heterochromosomen 78
9. Kapitel: Chromosomenzahl 89
10. Kapitel: Die Reifungsteilungen und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung 97

III. Abschnitt.

Weismanns Vererbungslehre. Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften 107

11. Kapitel: Frühere Versuche einer morphobiologischen Erklärung der Vererbungserscheinungen 107
12. Kapitel: Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung 112
13. Kapitel: Vererbungssubstanz, Keimplasma, Idioplasma 118
14. Kapitel: Das Lamarcksche Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften: I. Allgemeines. Medizinische Begriffe. Pseudoheredität . . 132
15. Kapitel: Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften: II. Das alte Lamarcksche Problem 140
16. Kapitel: Weitere Möglichkeiten einer Vererbung erworbener Eigenschaften. Reine Parallelinduktion. Indirekte Parallelinduktion (Parallelaktivierung und Parallelreduktion). Fakultativ-identische Vererbung 150
17. Kapitel: Entstehung neuer Anlagen oder exoblastogener Abänderungen. Idiokinese 163

Seite

18. Kapitel: Pfropfbastarde, Xenien, Telegonie 170
19. Kapitel: Weiterer Ausbau der Weismannschen Vererbungslehre . . 180
20. Kapitel: Kritik der Anschauungen von Weismann. O. Hertwigs Theorie der Biogenesis 190

IV. Abschnitt.

Experimentelle Bastardforschung 197

21. Kapitel: Allgemeines über Bastarde 197
22. Kapitel: Mendelsche Bastardierungs- oder Vererbungsregeln 207
23. Kapitel: Verbreitung des Mendelschen (alternativen) Vererbungsmodus 221
24. Kapitel: Erste Erklärungsversuche. Faktorenhypothese. An- und Abwesenheitshypothese. Polymerie hypothese 235
25. Kapitel: Das Geschlecht als mendelndes Merkmal 247
26. Kapitel: Abweichungen und weitere Hilfshypothesen 262
27. Kapitel: Theoretische Tragweite der Mendelschen Lehre 271

V. Abschnitt.

Rassen- und vererbungsgeschichtliche Aufgaben der Entwickelungsgeschichte (Phänogenetik) 292

28. Kapitel: Entwickelungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik) 292
29. Kapitel: Entwickelungsgeschichtliche Vererbungsregel 303
30. Kapitel: Normale Eigenschaften und leichte Anomalien beim Menschen 317
31. Kapitel: Erbliche Anomalien und Krankheiten beim Menschen 330

VI. Abschnitt.

Morphobiologische Vererbungshypothesen 341

32. Kapitel: Individualitätshypothese. Ungleichwertigkeit der Chromosomen 341
33. Kapitel: Das Reduktionsproblem 351
34. Kapitel: Chromosomenhypothesen der Vererbung 367
35. Kapitel: Chromosomen und Geschlechtsbestimmung 378
36. Kapitel: Versuch einer Kernplasmahypothese zur Erklärung der Mendelprozesse 398

Schlußabschnitt.

37. Kapitel: Praktische Bedeutung der neuen Forschungsergebnisse . . . 413

Ergänzender Literaturnachweis 425

Sachregister 433

Berichtigungen 444

BOSTON MEDICAL
DEC 29 1921
LIBRARY

I. Abschnitt.

Historische Einleitung.

Erstes Kapitel.

Allgemeine Begriffe und vulgäre Erscheinungsformen der Vererbung.

Die Worte „Vererbung“ und „erblich“ sind heute in jedermanns Munde, und ein großer Teil, wenigstens der gebildeten Laien, verbindet mit den Worten auch einen bestimmten Sinn.

Unter „Vererbung“ (Heredität) versteht man erstens die Tatsache, daß die Art-, Rassen- und ebenso gewisse Individualcharaktere der Vorfahren auf Grund der Blutsverwandtschaft bei den Nachkommen wieder zum Vorschein kommen (auf sie übertragen werden), oder auch zweitens den zu ermittelnden Prozeß der Übertragung, also das Zustandekommen dieser Übereinstimmung. Merkmale, deren Wiederkehr bei den Nachkommen auf Blutsverwandtschaft zurückzuführen ist, werden als „erblich“ (hereditär), ihre Übertragbarkeit als „Erblichkeit“ bezeichnet. Unter „Erbgut“ (Keimgut)[1]) ist die Gesamtheit der Qualitäten zu verstehen, welche ein Individuum von allen Vorfahren oder von einem einzelnen Ahnen auf Grund der Vererbung übernommen hat.

Andere hierher gehörige Begriffe (Anlagen, Konstitution u. a.) können nicht als vulgär bezeichnet werden und sind später (Kap. 11, 14) wissenschaftlich zu begründen.

Diejenigen Rassen- und Individualcharaktere, deren Erblichkeit dem Laien am meisten in die Augen springt, sind natürlich gewisse normale oder leicht abnorme morphologische Eigenschaften des Körpers, so namentlich die Farben von Haut, Hautgebilden und Augen bei Haustieren und beim Menschen, bei letzterem außerdem die Größe und Statur, sowie besondere Bildungen der Gesichtsteile. Ein Beispiel für die zähe Übertragung einer leichten (zum Teil allerdings schon ausgesprochen pathologischen) Abnormität ist der Familientypus der

[1]) Walter Haecker in „Natur und Staat“, Teil IX, Jena 1907.

Habsburger, der namentlich in der stark entwickelten Unterlippe, vielfach auch in dem vorstehenden Kinn (Prognathismus inferior, Caput progenaeum) und dem wegen der stark entwickelten Zunge halbgeöffneten Munde seinen Ausdruck findet (Fig. 1). Auch die Nase zeigt in der Regel eine kräftige Entwickelung. Da hier der merkwürdige Fall vorliegt, daß eine markante und ungewöhnliche Gesichtsbildung sich durch viele Generationen und mindestens fünf Jahrhunderte hindurch mit Sicherheit verfolgen läßt, und da sich die meisten Autoren mit einem kurzen Hinweis begnügen, so soll gleich hier auf das Historische des Habsburger Familientypus etwas näher eingegangen werden [1]).

Die ersten Habsburger, für welche der Familientypus bisher mit Sicherheit festgestellt werden konnte, sind Friedrich III. (1415—1493), dessen Sohn Maximilian I. (1459—1519), dessen Sohn Philipp der Schöne (1478—1506) und dessen beide Söhne Karl V. (1500—1558) und Ferdinand I. (1503—1564). Aus früherer Zeit liegen naturgemäß nur wenige als authentisch zu betrachtende bildliche oder plastische Darstellungen oder Beschreibungen vor, und es mag damit die Ansicht zusammenhängen, daß die eigentliche Habsburger Unterlippe auf die Prinzessin Cimburga (Cymburgis) von Massovien, die Gemahlin des Herzogs Ernst des Eisernen von Österreich und Mutter Friedrichs III., eine körperlich ungewöhnlich entwickelte Frau, zurückzuführen sei. Von anderer Seite wurde nachzuweisen versucht, daß der Familienhabitus von burgundischer, spanischer oder portugiesischer Seite übernommen worden ist. Indessen läßt eine zeitgenössische Profildarstellung deutlich erkennen, daß schon Ernst der Eiserne († 1424) eine außerordentlich kräftige, wulstige Unterlippe aufwies (Fig. 2), so daß es meines Erachtens als zweifellos anzunehmen ist, daß das Erbstück der Habsburger schon bei diesem Stammvater vorhanden war [2]). Weniger sicher ist das Vorkommen der Unterlippe bei den älteren Habsburgern.

Fig. 1.

Denkmünze auf Leopold I.
Aus Oncken-Erdmannsdörfer.

Im Mannesstamm fand die Überlieferung des Merkmals in beiden Habsburger Linien statt, sowohl bei Karls V. Sohne Philipp II.

[1]) Vgl. Galippe 1905; O. Rubbrecht, L'origine du type familial de la maison de Habsburg, Bruxelles 1910; V. Haecker, Zeitschr. Ind. Abst. u. Ver., Bd. 6, 1911; W. Strohmayer, Arch. Rass.- u. Ges.-Biol., 8. Jahrg., 1911; 9. Jahrg., 1912.

[2]) Wiener Hofbibliothek, Kodex Nr. 89 (Predigten des heiligen Augustin).

und dessen spanischer Deszendenz, wie auch in der von Ferdinand I. abstammenden österreichischen Linie.

In der österreichischen Linie ist namentlich Leopold I. (1640 bis 1705), der Urenkel Ferdinands I., als „Dicklipper“ bekannt, und zwar tritt das Merkmal besonders auf Münzen und Medaillen in scheinbar absichtlicher Übertreibung hervor (Fig. 1).

Von besonderem Interesse ist, daß auch zahlreiche Habsburgerinnen deutlich den Familientypus erkennen lassen, wenn auch in verfeinerter, abgeschwächter Form. Neben dem vorstehenden Unterkiefer, dem ziemlich spitzen Kinn und der kräftig entwickelten Unterlippe sind für den weiblichen Familientypus das längliche Gesicht, die flachliegenden Augen und die lange Nase charakteristisch (Fig. 3).

Fig. 2.

Herzog Ernst der Eiserne.
Kodex Nr. 89 der Wiener Hofbibliothek.
Wohl sicher authentisch.

Vielfach läßt sich auch zeigen, daß weibliche Familienmitglieder den Typus in andere Dynastien übertragen haben. So wurde er wiederholt durch habsburgische Prinzessinnen der Dynastie Wittelsbach übermittelt; infolge der Heirat der Habsburgerin Maria Magdalena († 1631) mit Cosmas II. trat er in extremer Ausbildung im Hause Medici, nach der Vermählung von Maria Josefa († 1757), der Tochter Josefs I., mit Friedrich August II. in abgeschwächter Form im Hause Wettin (albertinische Linie) auf. Bei der Begründung des Hauses Habsburg-Lothringen durch Maria Theresia und Karl von Lothringen, in welchem ebenfalls Habsburger Blut floß, scheinen sich die Anlagen summiert zu haben, worauf die sehr starke Dicklippigkeit z. B. der Erzherzöge Karl und Albrecht zurückzuführen ist. Die Enkelin Karls, Maria Christine, übertrug den Typus auf ihren Sohn Alfons XIII. von Spanien.

Alles in allem darf als erwiesen gelten, daß sich in der Familie der Habsburger der Familientypus, sei es als Ganzes, sei es in bestimmten Teilen der unteren Gesichtshälfte, in zäher

Weise viele Generationen und mindestens fünf Jahrhunderte hindurch vererbt hat. In einem späteren Kapitel wird nochmals darauf zurückzukommen sein.

Von physiologischen Eigenschaften, deren Erblichkeit unzweifelhaft ist, seien die Milchleistung beim Rinde und die Langlebigkeit und die Neigung zu Mehrlingsgeburten beim Menschen erwähnt.

Daß beim Menschen auch psychische Eigenschaften vererbt werden, gehört ebenfalls zu den vulgären Tatsachen [1]). Schon der in allen vererbungsgeschichtlichen Werken zitierte Spruch Goethes aus den „Zahmen Xenien" stellt physische und psychische Eigenschaften bezüglich der Vererbungsmöglichkeit auf gleiche Linie, und besonders hat das Buch Galtons „Hereditary Genius" dazu beigetragen, daß heutzutage diesem Verhalten eine große Aufmerksamkeit geschenkt und beispielsweise in fast allen neueren Biographien die Frage nach der Herkunft der geistigen Eigentümlichkeiten erhoben wird. Es ist auch bekannt, daß der für die Vererbungstheorie so wichtige Begriff der „Anlage", der auch von vielen englisch schreibenden Autoren verwendet wird, gerade dem psychologischen Gebiete entnommen ist.

Fig. 3.

Maria von Österreich.
Gemälde im Prado von Antonio Moro.
Nach Rubbrecht.

Ein klassisches Beispiel für die Vererbung speziell des musikalischen Talentes bietet die Familie Bach, die in einer ganzen Reihe von Generationen eine große Anzahl von tüchtigen, zum Teil hervorragenden Musikern erzeugt hat [2]). Zur Zeit der Herzogin Amalie von Weimar bedeuteten in Thüringen die „Bache" geradesoviel wie Stadtpfeifer oder Berufsmusiker.

Für die Weitervererbung des mathematischen Talentes bildet die Familie Bernouilli, für die erbliche Veranlagung zur naturwissenschaft-

[1]) Vgl. Galton, Ribot, Heymans und Wiersma, Josefovici, Peters, Sommer.

[2]) Vgl. C. H. Bitter, Carl Philipp Emmanuel und Wilhelm Friedemann Bach und deren Brüder, Berlin 1868, sowie Ribot, Feist, Peters.

lichen Beobachtung und Kombination liefern die Familien Darwin und Siebold bekannte Beispiele.

Aber nicht bloß auf intellektuellem Gebiete, sondern auch auf dem des Gefühlslebens und der Willenstätigkeit ist die erbliche Übertragung gewisser Familienzüge eine bekannte Erscheinung. Die Beobachtung der Laien pflegt sich dabei naturgemäß nur auf zwei oder drei Generationen zu erstrecken, aber der Historiker vermag in einzelnen Fällen auch hier die Wirkung der Vererbung über längere Zeiträume hinaus nachzuweisen oder wenigstens wahrscheinlich zu machen.

Kaum weniger geläufig als die erbliche Übertragung von normalen Charakteren und leichten Abnormitäten ist die Zähigkeit, mit welcher ausgesprochen pathologische Merkmale, vor allem Monstrositäten, morphologische und physiologische Defekte (Entwickelungshemmungen) und Dispositionen zu Krankheiten übertragen werden. Beim Menschen sind Hyperdaktylie (Sechszähligkeit der Finger und Zehen) und Hypophalangie (Reduktion der Phalangenzahl von drei auf zwei), Albinismus, Farbenblindheit (Dyschromatopsie), Bluterkrankheit oder Hämophilie als erbliche Abnormitäten besonders bekannt.

Bei den Tieren tritt die Erblichkeit ausgesprochen abnormer und pathologischer Charaktere im allgemeinen nur beim planmäßigen Experimente hervor, bei den Haustieren, weil naturgemäß abnorm veranlagte Tiere in der Regel von der Weiterzucht ausgeschaltet werden und daher die Erblichkeit durch mehrere Generationen nicht verfolgt werden kann, bei den freilebenden Formen, weil hier aus leicht begreiflichen Gründen Vererbungsvorgänge überhaupt nur schwer zur Beobachtung gelangen. Doch liegen immerhin einige bemerkenswerte Beobachtungen besonders beim Rot- und Rehwild vor. So sind in einem oberschlesischen Revier[1]) in den letzten Jahren hintereinander vier Rehböcke mit doppeltem Gehörn erlegt worden. Bei allen Exemplaren war in gleichmäßiger Weise links und rechts je eine Spießerstange und dahinter eine mäßige Sechserstange zur Ausbildung gelangt. In beiden erwähnten Fällen kann es sich wohl schwerlich um etwas anderes als um die erbliche Übertragung einer zunächst bei einem Individuum spontan aufgetretenen Abnormität (Mutation) handeln.

Die meisten bisher mitgeteilten Tatsachen haben einen Bestandteil des Gemeinwissens der Menschheit gebildet, ehe es eine eigentliche Vererbungsforschung gegeben hat, ja, die Anerkennung der Erblichkeit, insbesondere der geistigen Eigenschaften, hat sich, wie Haeckel[2]) hervorgehoben hat, seit den Anfängen der Geschichte gewissermaßen unbewußterweise, instinktmäßig in einer Menge von menschlichen Einrichtungen und Begriffen geäußert. Haeckel erinnert

[1]) Vgl. Deutsche Jägerzeitung 1906, Bd. 47, Nr. 28, S. 457.
[2]) Natürl. Schöpfungsgesch., 8. Vortrag.

vorzugsweise an die Vorstellungen von der „Erbsünde", der „Erbweisheit", dem „Erbadel".

In bewußter Weise haben sich zuerst wohl die Landwirte, Tierzüchter und Gärtner die Beobachtungen auf diesem Gebiete zunutze gemacht, und eine Reihe von Jahrtausende alten Erfahrungen hat in Sprüchen und Bauernregeln einen Niederschlag gefunden. In den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts sind auch den Medizinern gewisse Vorstellungen auf dem Gebiete der Vererbungserscheinungen in Fleisch und Blut übergegangen, doch wird man hier bereits großenteils die Wirkung der neueren Vererbungswissenschaft, insbesondere der Weismannschen Lehre von der Nichtvererbung erworbener Eigenschaften anerkennen müssen, so daß man hier nicht mehr von vulgären Kenntnissen sprechen kann. Ebenso ist es auf die Werke von Darwin und Spencer, von Galton und Weismann zurückzuführen, wenn neuerdings auch bei den Untersuchungen der Genealogen und Soziologen[1]) der Begriff der Vererbung und die Grundtatsachen und Hauptregeln der Erblichkeit eine immer bedeutsamere Rolle spielen.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 1.

Feis, O., Studien über die Genealogie u. Psychol. d. Musiker. Wiesbaden 1910.
Galippe, V., L'hérédité des stigmates de dégénérescence etc. Paris 1905 (bringt reiches Material über den Prognathismus, ist aber unkritisch und tendenziös geschrieben).
Galton, F., Hereditary Genius. London (Mac Millan) 1869.
Haecker, V., Der Familientypus der Habsburger. Zeitschr. Ind. Abst. u. Ver., Bd. 6, 1911.
Heymans u. Wiersma, Zeitschr. f. Psychol., Bd. 42—47, 1906—1909.
Josefovici, U., Arch. f. d. ges. Psychol., Bd. 23, 1912.
Lorenz, O., Lehrb. d. ges. wissensch. Genealogie. Berlin 1898.
Natur und Staat, Beiträge zur naturwissenschaftlichen Gesellschaftslehre. Jena (G. Fischer).
Peters, W., Über Vererbung psychischer Fähigkeiten. Leipzig 1916.
Ribot, Th., L'hérédité psychologique. Paris 1887. (Deutsch von Kurella. Leipzig 1895.)
Rubbrecht, O., L'origine du type familial de la maison de Habsburg. Bruxelles 1910.
Sommer, G., Geistige Veranlagung und Vererbung. Leipzig u. Berlin (Teubner) 1916.
Strohmayer, W., Die Vererbung des Habsb. Familientypus. Arch. Rass.- u. Ges.-Biol., 8. u. 9. Jahrg., 1911—1912.

[1]) Vgl. Lorenz, sowie das Sammelwerk Natur und Staat.

Zweites Kapitel.

Systematische und klassifizierende Versuche; statistische und genealogische Methode.

a) Die ersten wissenschaftlichen Versuche, in das Gebiet der Vererbungserscheinungen weiter einzudringen, waren naturgemäß rein systematischer und klassifizierender Art und beschränkten sich auf die Aufzählung einiger empirischer Tatsachen und allgemeiner Sätze. Als ernsthafte Versuche dieser Art, die auch heute noch wissenschaftlichen Wert haben, sind diejenigen von Blumenbach, Hofacker, Burdach, Lucas, R. Wagner und vor allem Darwin zu nennen. Schon bei den älteren der genannten Autoren klingen manche Sätze und Fragestellungen durchaus modern, so wenn Burdach hervorhebt, daß die Eltern auch in Beziehung auf Krankheit ihren Kindern weniger das geben, was sie selbst sind, als vielmehr die Anlage, das zu werden, was sie geworden sind. An die grundlegenden Tatsachen der Mendelschen Erblichkeitsforschung wird man erinnert, wenn schon Wagner erwähnt, daß bei der Verbindung eines Albinos oder Kakerlaken mit einem schwarzen oder einem gewöhnlichen weißen Individuum die Kinder fast ohne Ausnahme einem der beiden Eltern folgen, und daß der Albinismus oft in der zweiten Generation latent bleibt, in der dritten aber wieder auftritt.

Das von den Züchtern gesammelte Material ist dann am Schluß der systematischen Periode der Vererbungsforschung von Darwin im 12. bis 14. Kapitel seines zweiten klassischen Werkes: „Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation“ (1867) verarbeitet worden, und um die nämliche Zeit hat Haeckel in seiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ (1868), ebenfalls vorwiegend auf den „Erfahrungen der Landwirte und der Gärtner“ fußend, seine „Vererbungsgesetze“ formuliert. An erster Stelle, gewissermaßen als Obergesetze, stehen das Gesetz der erhaltenden (konservativen) und das der fortschreitenden (progressiven) Vererbung. In letzterem soll die Vorstellung zum Ausdruck gebracht werden, daß die Einzelindividuen nicht bloß diejenigen Eigenschaften auf die Nachkommen vererben können, welche sie selbst von den Vorfahren ererbt haben (konservative Vererbung), sondern auch solche, die sie erst

während ihres individuellen Lebens erworben haben (progressive Vererbung, Lamarcksches Prinzip). Andere Gesetze sind das der ununterbrochenen oder kontinuierlichen und das der unterbrochenen oder latenten Vererbung, wie es sich besonders in den Erscheinungen des Generationswechsels und des Rückschlags (Atavismus) äußert, ferner das Gesetz der gemischten beiderseitigen Vererbung (Kombination der elterlichen Merkmale im Kind, die Amphimixis Weismanns), das Gesetz der abgekürzten Vererbung (vereinfachte Rekapitulation der Stammesgeschichte durch die Einzelentwickelung, biogenetisches Grundgesetz) und endlich die Gesetze der gleichzeitlichen (homochronen) und gleichörtlichen (homotopen) Vererbung (Vererbung im korrespondierenden Lebensalter und an korrespondierenden Körperstellen).

Es ist klar, daß die empirischen Möglichkeiten des Vererbungsverlaufes, die in den Haeckelschen Vererbungsgesetzen eine Formulierung gefunden haben, die Bezeichnung von Gesetzen oder auch nur von Regeln im eigentlichen Sinne des Wortes nicht verdienen. Schon R. Wagner hat vor mehr als 50 Jahren gesagt: „Wenn wir übrigens überhaupt in der Physiologie von Gesetzen sprechen, so geschieht dies nur sehr euphemistisch; man darf an wahre physikalische Gesetze, wie das Gravitationsgesetz, dabei nicht denken." Auch neuerdings ist von verschiedenen Seiten, insbesondere von Roux[1]), gegen die mißbräuchliche Verwendung des Ausdrucks „Gesetz" in der Biologie Einspruch erhoben worden, und in der Tat wird man bei solchen komplexen Vorgängen, wie es die einzelnen Formen der Vererbung sind, nur dann das Wort Gesetz anwenden können, wenn alle wirksamen Faktoren ermittelt sind und demnach das Geschehene als eine beständige, ausnahmslose (unter gleichen Umständen stets in gleicher Weise geschehende), voraus zu berechnende Wirkung erscheint.

Auch die zahlenmäßige Darstellung und die Möglichkeit, die Effekte mit einiger Wahrscheinlichkeit voraus zu berechnen, genügen noch nicht, um von einem Gesetze reden zu können: es muß vielmehr nach Roux[2]) die Ausnahmslosigkeit der Wirkungsweise erkannt sein. So können z. B. die später zu besprechenden Mendelschen Vererbungsregeln, trotzdem die Resultate bestimmter Kreuzungen sich zahlenmäßig darstellen und mit großer Wahrscheinlichkeit voraussagen lassen, nicht als Gesetze bezeichnet werden, da wir über die kausalen Faktoren zunächst nur wenig unterrichtet sind und das Kriterium der Ausnahmslosigkeit fehlt. Vielmehr handelt es sich hier, wie in so vielen anderen Fällen, um Regeln, d. h. um den

[1]) Vgl. Roux, Arch. Entw.-Mech., Bd. 5, 1897; Vortr. und Aufs. über Entwickelungsmech. I, Leipzig 1905; Sitzungsber. Preuß. Ak. Wiss. 1920, XXVIII, sowie E. Godlewski, Das Vererbungsprobl. im Lichte der Entwickelungsmech. betrachtet. Leipzig 1909.

[2]) Vgl. Roux 1897, S. 294, sowie Vortr. u. Aufs. S. 156.

„Ausdruck eines Häufigkeitsverhältnisses des empirischen Vorkommens“ (Roux)[1]). Wir werden auf dem Gebiete der Vererbungslehre voraussichtlich noch lange Zeit brauchen, bis uns die befestigte Erfahrung die Aufstellung so einfacher biologischer Gesetze erlaubt, wie sie z. B. die Sinnesphysiologie in dem ja ebenfalls nur innerhalb gewisser Grenzen[2]) gültigen Weberschen Gesetze („die Empfindung wächst wie der Logarithmus des Reizes“) besitzt.

b) Etwas zuverlässiger als die systematische ist die statistische (biometrische) Methode, wenn freilich auch diese zunächst nur wertvolle Häufigkeitsverhältnisse, also Regeln und keine Gesetze ermitteln kann.

Der Anstoß zu dieser auch als Biometrik bezeichneten Forschungsrichtung ist ausgegangen von Francis Galton (1822—1911), einem Vetter von Charles Darwin (seine Mutter war eine Tochter von Erasmus D.). Galton war ein ungemein vielseitiger Biologe, auf welchen außer der Biometrik auch die erste Kontinuitätshypothese der Vererbung (s. Kap. 11), die kriminalistische Verwertung des Fingerabdruckverfahrens für Identitätsnachweise und die Begründung der von ihm als Eugenetik bezeichneten Fortpflanzungs- oder Rassenhygiene zurückzuführen ist.

Galton[3]) hat an der Hand von Biographien und Stammbäumen solche Familien untersucht, welche innerhalb gewisser Berufskategorien (Staatsmänner, Gelehrte, Dichter usw.) eine größere Anzahl von berühmten oder wenigstens bedeutenden Männern aufwiesen und, indem er jeweils das hervorragendste Mitglied jeder Familie zum Ausgangspunkt nahm, berechnete er u. a., wieviel hervorragende Verwandte gleichen Berufs im Durchschnitt auf 100 berühmte Männer kommen. Seine Resultate sind in der folgenden abgekürzten Tabelle enthalten:

3 Urgroßväter,
17 Großväter,
31 Väter,
100 Ausgangspersonen,
48 Söhne,
14 Enkel,
3 Urenkel,

d. h. es kommen auf 100 berühmte Ausgangspersonen 3 hervorragende Urgroßväter, 17 Großväter usw.

Es geht daraus ohne weiteres hervor, daß sowohl in der Deszendenz als in der Aszendenz die Zahl der hervorragenden Familienmitglieder proportional der Entfernung von der Ausgangsperson rasch abnimmt.

---

[1]) Vgl. Roux 1897.
[2]) Th. Ziehen, Leitf. d. physiol. Psychol., 10. Aufl., Bd. 7, Jena 1914, S. 57.
[3]) Galton 1869.

Diese Ergebnisse sowie Untersuchungen ähnlicher Art über die Erblichkeit der Statur beim Menschen und die dreifache Färbung bei den Basset-Jagdhunden haben Galton zur Aufstellung seines Gesetzes vom Ahnenerbe (Law of ancestral inheritance) geführt[1]). Danach beträgt der Anteil, welchen beide Eltern zusammen an dem im Kinde zur Entfaltung kommenden Anlagenkomplex haben, durchschnittlich die Hälfte, der Anteil der vier Großeltern $^1/_4$, derjenige der acht Urgroßeltern $^1/_8$ usw. Es läßt sich also der Anteil der ganzen Aszendenz an der gesamten Erbmasse (inheritance) des einzelnen Individuums durch die Reihe:

$$^1/_2 + ^1/_4 + ^1/_8 + ^1/_{16} + \cdots = 1$$

oder durch die Reihe

$$(0{,}5) + (0{,}5)^2 + (0{,}5)^4 + \cdots = 1$$

darstellen.

Das sogenannte Galtonsche Vererbungsgesetz ist eine statistische Formel, welche selbstverständlich, vorausgesetzt, daß sie richtig wäre, nur ein Durchschnittsverhältnis zum Ausdruck bringen und nur für größere Massen von Individuen Gültigkeit haben könnte. Es ist natürlich nicht möglich, die im einzelnen Individuum zusammenkommenden Anlagen an der Hand der Formel vorherzusagen.

Eine Reihe von englischen Forschern, so Pearson, Weldon u. a., haben an ihrer Prüfung und Vervollkommnung gearbeitet. Andere, wie Bateson, Darbishire und Thomson, haben versucht, ihr Verhältnis zu den später zu besprechenden Mendelschen Vererbungsregeln klarzulegen. Es muß in dieser Richtung auf ein späteres Kapitel (Kap. 27) hingewiesen werden, hier sei nur hervorgehoben, daß die Galtonsche Formel allerdings bis zu einem gewissen Grade mit den Vorstellungen im Einklang steht, welche sich die Tierzüchter hinsichtlich der „Blutmischung" gebildet haben und die in den üblichen Bezeichnungen $^3/_4$-Blut, $^7/_8$-Blut usw. ihren Ausdruck gefunden haben; daß aber gerade diese Vorstellungen, wie wir sehen werden, mit den Ergebnissen der modernen Experimentalforschung in wesentlichen Punkten nicht mehr übereinstimmen.

Ein zweites, von Galton auf statistischem Wege gewonnenes „Gesetz" ist das Rückschlags- oder Regressionsgesetz (Law of filial regression). Dieses Gesetz sagt aus, daß, wenn die Eltern bezüglich irgend einer Eigenschaft große Ausschläge gegenüber dem Mittelmaß aufweisen, die Nachkommen allerdings nach der gleichen Richtung hin vom Typus abzuweichen pflegen, aber doch die Tendenz zeigen, zum Mittelmaß zurückzukehren. So weisen in der von Galton untersuchten Bevölkerung die Söhne von Vätern, welche eine Höhe von 72 Zoll besitzen, im Durchschnitt nur die Höhe von 70,8 Zoll auf, d. h. es tritt die Tendenz hervor, auf die mittlere Höhe der Bevölkerung (68,25 Zoll) zurückzufallen.

---

[1]) Vgl. Galton 1889 u. 1897.

Nach Galton beruht die Regression einerseits auf der allgemeinen Tendenz der Abnormitäten zur Rückkehr in das organische Gleichgewicht des „Typus", andererseits auf der mosaikartigen Beschaffenheit der Erbmasse des einzelnen Individuums, welche sich ja nach Galton nicht bloß aus den Beiträgen der Eltern, sondern aus denjenigen aller Vorfahren zusammensetzt und daher im allgemeinen auf ein Durchschnittsverhältnis hinauskommen wird. Die Frage nach der Gültigkeit des Regressionsgesetzes kann heute dahin beantwortet werden, daß es im ganzen nur für Rassengemenge (Populationen im Sinne Johannsens), z. B. für die Bevölkerung eines Landes, gilt, während in reingezüchteten Rassen [reinen Linien [1]) Johannsens] der Durchschnitt der Nachkommen vollkommen mit dem Durchschnitt der Eltern zusammenfällt, der Rückschlag also ein vollständiger ist (s. Kap. 27). Die wohlbekannte Erfahrungstatsache, daß die Nachkommen genialer Persönlichkeiten in der Regel zum normalen Typus zurückfallen, kann gewissermaßen als Grenzfall des im Regressionsgesetz zum Ausdruck kommenden Verhältnisses betrachtet werden.

c) Die statistische Methode hat nach zwei Richtungen hin eine größere Bedeutung für die Erblichkeitsforschung gewonnen, indem sie erstens zur Begründung der exakten Variationslehre oder Variationsstatistik führte, einer Zweigwissenschaft, die in engstem Zusammenhang mit der modernen Vererbungslehre steht, und zweitens, indem sie, Hand in Hand mit der genealogischen Methode (s. unten), in der Frage nach der Vererbung menschlicher, und zwar besonders pathologischer und psychischer Eigenschaften die naturgemäß hier versagende Experimentalforschung zu ersetzen suchte.

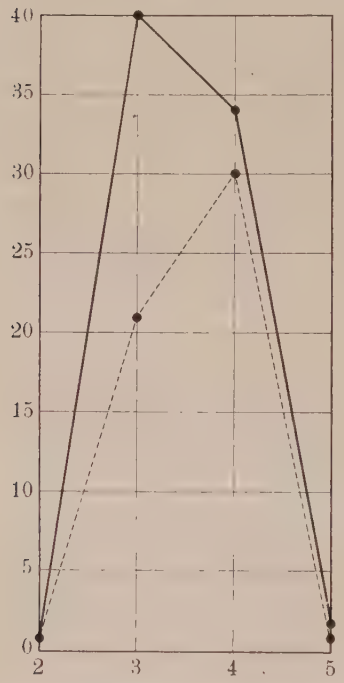
In der Variationsstatistik handelt es sich zunächst um die statistische Erforschung der Häufigkeitsverhältnisse, welche innerhalb einer Art, einer Rasse, überhaupt einer verwandtschaftlich oder örtlich umgrenzten Gruppe, die Abweichungen vom Typus oder Varianten aufweisen, namentlich wenn eine sogenannte kontinuierliche, fluktuierende oder individuelle Variabilität vorliegt, d. h. wenn die einzelnen vorkommenden Varianten nur wenig voneinander verschieden sind oder gar gleitend ineinander übergehen, jedenfalls aber eine zusammenhängende Reihe bilden. Für sehr viele Merkmale gilt die Regel, daß der Typus selbst und die ihm zunächststehenden Varianten am häufigsten, die extremen Varianten am seltensten sind (Quételetsches Gesetz) [2]). Graphisch läßt sich dieses Verhältnis durch ein Variations- oder Häufigkeitspolygon oder eine Galtonsche Kurve zum Ausdruck bringen. Der einfachste Fall liegt vor, wenn es sich um meristische oder numerische Variationen handelt, d. h. wenn ein Körperteil bei den einzelnen Individuen in

[1]) Vgl. Kap. 27.

[2]) Der Belgier L. A. J. Quételet (1796—1874) hatte große Verdienste als Klimatologe und Statistiker.

verschiedener Zahl auftritt (Schalenrippen der Kammuschel, Strahlenzahl der Flossen eines Fisches, Zahl der Radialstacheln eines Radiolars, Fig. 4). Es können dann die Individuen entsprechend den verschiedenen Zahlen in mehrere Klassen eingeteilt werden. Werden nun die einzelnen Zahlengrößen als Abszissen, die Zahlen der Individuen jeder Klasse als Ordinaten eines Koordinatensystems aufgetragen und die Spitzen der Ordinaten durch gerade Linien oder durch eine fortlaufende Kurve verbunden, so entsteht ein Polygon oder eine Kurve, durch welche die Häufigkeitsverhältnisse unmittelbar zur Anschauung kommen. Gehen die Werte der einzelnen Varianten allmählich ineinander über (wie dies bei quantitativen Abänderungen der Größe oder des Gewichtes der Fall ist), so sind alle vorkommenden Werte willkürlich in Klassen zu gruppieren: 0,5 — 1,499, 1,5 — 2,499 usw. und entsprechende Abszissenstrecken abzugrenzen. Die Zahl der zu jeder Klasse gehörigen Individuen wird dann durch die über jeder Abszissenstrecke errichteten Rechtecke wiedergegeben, und man erhält ein Variationspolygon in der speziellen Form eines Treppenpolygons. Legt man der graphischen Darstellung eine sehr große Zahl von sehr kleinen Klassen zugrunde, so erhält das Treppenpolygon mehr und mehr das Aussehen einer sogenannten Galtonschen Kurve, wie man sie auch bei der graphischen Darstellung meristischer Variationen durch Verbindung der Ordinatenspitzen erhalten kann.

Fig. 4.



Variationspolygon eines Radiolars (Tuscaretta tubulosa).

Die Zahlen der Radialstacheln (Aboralstacheln) sind als Abszissen, die Zahlen der Individuen als Ordinaten aufgetragen. Das größere Polygon stellt die Variationsverhältnisse für sämtliche von der „Valdivia" im Atlantik gefundenen Exemplare dar; das gestrichelte Polygon bezieht sich allein auf den Bengualastrom und zeigt eine Verschiebung des Maximums (die Individuenzahlen betragen 1, 40, 34, 2 bzw. 1, 21, 30, 1).

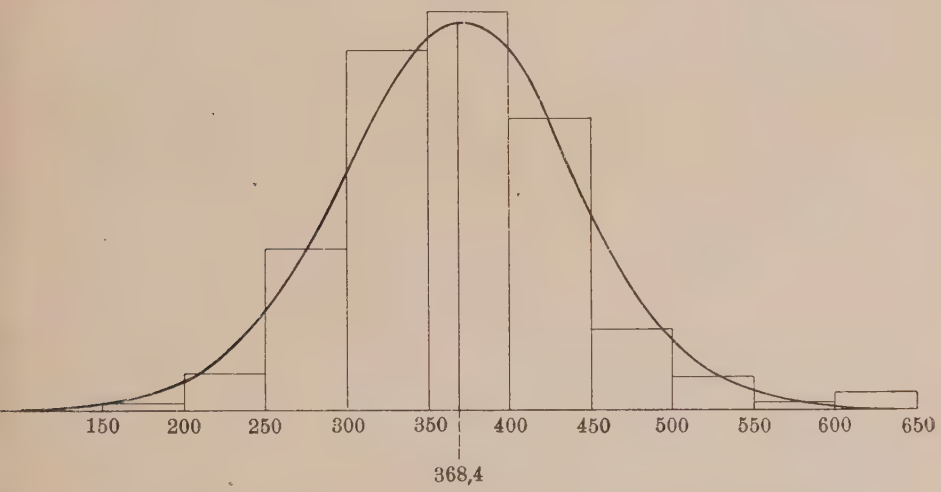
In Fig. 5 ist nach Johannsen das Samengewicht von 606 Bohnen dargestellt, welche die Ernte einer Saat von 25 Bohnen bildeten, die ihrerseits die kleinsten Individuen einer Partie von braunen „Prinzeßbohnen" repräsentierten. Es wurden in der Ernte 12 Gewichtsklassen (150 bis 200, 200 bis 250 usw. Milligramm) unterschieden und diese Klassen als Abszissenstrecken aufgetragen. Die Areale der Rechtecke entsprechen der in der betreffenden Klasse gefundenen Individuenzahl. Auch die eingezeichnete Kurve gibt das Häufigkeitsverhältnis wieder, in diesem Falle aller-

dings wegen der beträchtlichen Größe der einzelnen Klassen nur sehr angenähert.

Eine eingehende Behandlung der variationsstatistischen Methoden und Ergebnisse findet sich in den Werken von Johannsen, Lang und Goldschmidt. Hier sei nur auf zwei wichtige Begriffe kurz hingewiesen:

Der Mittelwert M, das arithmetische Mittel sämtlicher Varianten, wird erhalten, indem man den Wert jeder Variantenklasse (V) mit der Zahl der zu ihr gehörigen Individuen (p) multipliziert und die Summe (Σ) der so erhaltenen Produkte durch die Gesamtzahl der berücksichtigten Individuen (n) dividiert. Also ist $M = \frac{\Sigma(V \times p)}{n}$.

Fig. 5.



Variationspolygon für das Samengewicht von Bohnen. Nach Johannsen.

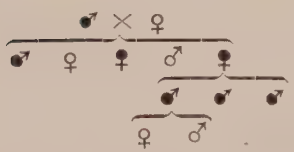
Um ein Maß der Variabilität zu erhalten, etwa zu dem Zwecke, die Variabilität derselben Art an zwei verschiedenen Örtlichkeiten miteinander vergleichen zu können, wird am häufigsten die sogenannte Standardabweichung (Streuung) σ berechnet, und zwar ist $\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n}}$, wo a die Abweichung jeder einzelnen Klasse vom Mittelwert bedeutet (p und n wie oben).

d) Wie erwähnt, ist die statistische Methode besonders auf dem Gebiete der menschlichen Erblichkeitsforschung mit der genealogischen Hand in Hand gegangen. Die Genealogie, d. h. die Lehre von den verwandtschaftlichen Zusammenhängen innerhalb bestimmter Gruppen von menschlichen Individuen, ist durch den Jenenser Historiker Ottokar Lorenz (1832—1901) auf wissenschaftliche Grundlage gestellt worden. Sie verfolgt familiengeschichtliche (speziell dynastische).

historische, rein vererbungswissenschaftliche und rassenhygienische Zwecke und benutzt als Material die Einzelfamilie, d. h. die Gemeinschaft der Eltern und ihrer leiblichen Kinder, die Stammtafel und die Ahnentafel.

Die Stammtafel oder Deszendenztafel, als „Stammbaum“ schon längst in den Aufzeichnungen der fürstlichen und Adelsgeschlechter im Gebrauch, stellt graphisch entweder nur die sämtlichen männlichen Nachkommen eines „Stammvaters“ oder die sämtlichen männlichen und weiblichen Abkömmlinge eines Elternpaares dar, in welch letzterem Falle auch die Ehemänner und Ehefrauen der Deszendenten eingetragen werden können. In der Regel werden die männlichen Individuen durch □ oder ♂, die weiblichen durch ○ oder ♀ dargestellt. Im Falle es sich um die Erblichkeit einer krankhaften Anlage handelt, werden die „affizierten“ Individuen, d. h. diejenigen, welche die Anlage sichtbar zur Entfaltung gebracht haben, durch schwarz ausgefüllte Zeichen (■, ♂ bzw. ●, ♀) hervorgehoben. Die Fig. 6 gibt als einfaches, ohne weiteres verständliches Beispiel einen Fall von familiärer Farbenblindheit (die im übrigen hier ausnahmsweise auch bei weiblichen Individuen manifest geworden ist).

Fig. 6.



Vererbung von Farbenblindheit nach Nagel aus Plate.

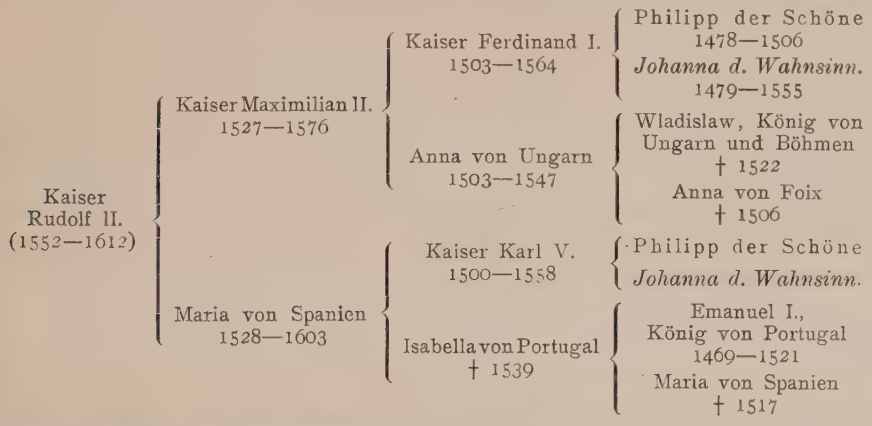
Die Stammtafel kann nur einen unvollständigen Überblick über die Erblichkeitsverhältnisse eines bestimmten Merkmales geben, vor allem, da die Aszendenten der angeheirateten Ehemänner und Ehefrauen fehlen und deren Einfluß nicht ersichtlich ist. Doch läßt sich auch der Stammtafel in vielen Fällen ohne weiteres entnehmen, ob ein Merkmal einen hereditären Charakter hat, ob es kontinuierlich vererbt wird und ob es in den beiden Geschlechtern in gleichem Maße manifest wird.

Biologisch viel wichtiger ist die Ahnentafel oder Aszendenztafel, welche, soweit bekannt, alle männlichen und weiblichen Vorfahren einer Person, des Probandus, also die zwei Eltern, die vier Großeltern, die acht Urgroßeltern usw., graphisch zusammenstellt. Wohl am häufigsten wird dabei eine Darstellungsmethode angewandt, wie sie die nachfolgende Ahnentafel Kaiser Rudolfs II.[1]) zeigt.

Die einzelnen Reihen enthalten theoretisch 2^0, 2^1, 2^2, 2^3 ... Ahnen. Danach würde die theoretische Ahnenzahl eines ums Jahr 1900 lebenden Menschen vor 24 Generationen, also um die Zeit von Papst Gregor VII. (um 1050 n. Chr.) 16,777,000, vor 54 Generationen, um Christi Geburt, 18,015,000,000, also ungeheuer viel mehr als die heutige Bevölkerung der Erde (etwa 1,600,000,000) betragen[2]). Der Widerspruch erklärt

[1]) Aus Gruber u. Rüdin, S. 152.
[2]) Ebend., S. 156.

sich dadurch, daß in den älteren Generationen in steigendem Maße einzelne Elternpaare mehrmals wiederkehren, daß also mit Ahnenverlust (Lorenz) zu rechnen ist. So findet sich in der Ahnentafel



von Rudolf II. in der vierten Generation das Paar Philipp der Schöne und Johannna die Wahnsinnige zweimal, so daß statt acht nur sechs Ahnen zu zählen sind. In der fünften Generation kehrt das Paar Maximilian I. und Maria von Burgund zweimal, das Paar Ferdinand der Katholische und Isabella von Kastilien dreimal wieder, so daß statt 16 nur 10 Ahnen auftreten.

Die Ahnentafel, ursprünglich besonders im Interesse der Ebenbürtigkeitsnachweise angewandt, kann schon für sich allein wichtige genealogische Aufschlüsse, z. B. über Herkunft irgend einer krankhaften Anomalie, geben. Als Muster für eine solche Untersuchung sei Strohmayers psychiatrisch-genealogische Untersuchung der Abstammung König Ludwigs II. und Ottos I. von Bayern erwähnt. Ferner sei auf die große Bedeutung der Ahnentafelbetrachtung für die Behandlung tierzüchterischer Probleme, insbesondere der Frage nach der Wirkung der Inzucht, hingewiesen. So konnte de Chapeaurouge an der Hand von Ahnentafeln zeigen, daß in der hannoverschen Halbblutzucht die Inzucht keine schädlichen Wirkungen hat. Ähnliches wurde dann für andere Halbblutzuchten (Araberzucht in Weil-Scharnhausen, Kladruber Zucht), für Shorthorns, deutsche Rambouilletschafe und Ammerländer Edelschweine nachgewiesen [1]).

Für die genaue Aufdeckung des Vererbungsverlaufes eines Merkmales genügt natürlich auch die Ahnentafel nicht, weil sie für jedes Elternpaar jeweils nur einen unmittelbaren Nachkommen angibt. Es wurde daher versucht, Stammtafel und Ahnentafel zu kombinieren. Solche Versuche stellen die Sippschaftstafel Crzellitzers [2]) und das genealogische Netzwerk O. Hertwigs dar.

[1]) Vgl. de Chapeaurouge, Kronacher, Frölich.
[2]) Vgl. Sommer, S. 25, Gruber und Rüdin, S. 84.

Speziell bei der Behandlung der psychischen Begabungen und pathologischen Veranlagungen des Menschen wird zweckmäßig die statistische und genealogische Methode kombiniert. Es handelt sich gewöhnlich zunächst um die Frage, ob überhaupt Erblichkeit anzunehmen ist. Eine solche darf dann angenommen werden, wenn bei direkter Belastung, d. h. wenn einer der Eltern oder andere unmittelbare Ahnen mit dem Merkmal „affiziert" sind, oder auch schon bei indirekter Belastung, d. h. wenn Seitenverwandte (Kollaterale) das Merkmal zeigen, dieses bei den Nachkommen prozentualisch häufiger vorkommt, als in solchen Familien, in denen keine Belastung vorliegt. Auch eine etwaige Verschiedenheit im erblichen Verhalten der beiden Geschlechter kann auf diese Weise statistisch untersucht werden, während die genealogische Untersuchung der einzelnen Stamm- und Ahnentafeln spezielle Daten über Vererbungsverlauf, korrelative Bindungen u. a. liefert. Auf diesem Wege ist versucht worden, die Erblichkeit gewisser Erkrankungen, z. B. der Tuberkulose, der bösartigen Geschwülste und der Geisteskrankheiten zu erforschen. Es sei hier insbesondere auf die Zusammenstellung von Orchansky hingewiesen, sowie auf die zahlreichen Abhandlungen, in welchen Weinberg in verdienstvoller Weise auf die methodischen Schwierigkeiten des statistischen Verfahrens hingewiesen hat. Hierher gehören die Verschiedenwertigkeit der Quellen (Material der Kliniken, Lebensversicherungsgesellschaften und Standesämter), der Mangel einer exakten Todesursachenstatistik, die Unvollständigkeit der Ermittelungen hinsichtlich der entfernteren Verwandtschaft, insbesondere bezüglich der verstorbenen Familienmitglieder, die unvermeidlichen Differenzen in der ärztlichen Diagnose.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 2.

a) Systematische Versuche.

Blumenbach, De generis humani varietate nativa. Ed. III, Göttingen 1795.
Burdach, B. F., Die Physiologie als Erfahrungsmittel. Bd. 1, 2. Aufl., S. 562 ff. Leipzig 1835.
Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übers. von J. V. Carus. Stuttgart 1868.
Haeckel, E., Natürliche Schöpfungsgeschichte. 1. Aufl., Berlin 1868; 11. Aufl., Berlin 1909.
Hofacker, Über die Eigenschaften, welche sich bei Menschen und Tieren von den Eltern auf die Nachkommen vererben usw. Tübingen 1828.
Lucas, Prosper, Traité Philos. et Physiol. de l'Hérédité naturelle. Paris 1847—1850.
Wagner, R., Nachtrag. R. Wagners Handwörterb. der Physiol. Bd. 4, S. 1007 ff. Braunschweig 1853.

b) und c) Statistische Methode.

Bateson, W., Materials for the Study of Variation. London 1894.
Darbishire, A. D., Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc., Vol. 49, 1905 und Vol. 50, 1906.
Duncker, G., Die Methode der Variationsstatistik. Arch. Entw.-Mech., Bd. 8, 1899.

Galton, F., Hereditary Genius. London (Mac Millan) 1869. (Deutsche Übers. siehe unten.)
—, Natural Inheritance. London (Mac Millan) 1889.
—, The Average Contribution of each Several Ancestor to the Total Heritage of the Offspring. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 61, 1897.
—, Genie und Vererbung. Deutsch von O. Neurath und Frau Schapire-Neurath. Leipzig (W. Klinckhardt).
Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. Leipzig 1913; 3. Aufl., 1920.
Johannsen, W., Elemente der Erblichkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1913.
Lang, A., Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. 1. Hälfte. Jena 1914.
Orchansky, J., Die Vererbung im gesunden und krankhaften Zustande. Stuttgart 1903.
Pearl, R., Biometrical studies on man. Biometrika, Vol. 4, 1906.
—, Biometric ideas and methods in biology etc. Scientia, Vol. 10, 1911.
Pearson, R., On the Law of Reversion. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 66, 1900.
—, On the Laws of Inheritance in Man. I. Physical Characters. Biometrika II, 1903; II. Mental and Moral Characters. Biometrika III, 1904.
—, The Law of Ancestral Inheritance. Biometrika II, Part 2, 1903.
Thomson, J. A., Heredity. London (John Murray) 1908.
Weinberg, W., Aufgabe und Methode der Familienstatistik bei mediz.-biolog. Problemen. Zeitschr. f. soz. Med., 3. Bd., 1907.
Yule, G. U., An Introduction to the Theory of Statistics. London (Chas. Griffin & Co.) 1911.

d) Genealogische Methode.

Chapeaurouge, A. de, Einiges über Inzucht und ihre Leistung auf verschiedenen Zuchtgebieten. Hamburg 1909.
Crzellitzer, Art., „Familienforschung". Handwörterb. d. soz. Hygiene, Leipzig (Vogel) 1912.
Frölich, G., Abstammungs- und Inzuchtforschungen. Kühn-Archiv VII, Berlin (Parey) 1918.
Gruber, M. v. und Rüdin, E., Fortpflanzung, Vererbung, Rassenhygiene. München (Lehmann) 1911.
Hertwig, O., Das genealogische Netzwerk usw. Arch. mikr. Anat., Bd. 89, Abt. II, 1916.
Kronacher, C., Allgemeine Tierzucht, 4. Abt. (Züchtung). Berlin (Parey) 1919.
Lorenz, Ottokar, Lehrbuch der ges. wissensch. Genealogie. Berlin 1898.
Martius, F., Konstitution und Vererbung. Berlin (Springer) 1914.
Plate, L., Vererbungslehre. Leipzig 1913.
Sommer, R., Bericht über den II. Kurs mit Kongreß für Familienforschung usw. Halle (Marhold) 1912.
Strohmayer, W., Psychiatr.-genealog. Unters. der Abstammung König Ludwigs II. und Ottos I. von Bayern. Wiesbaden (Bergmann) 1912.

II. Abschnitt.

Die morphobiologischen Grundlagen der Vererbungslehre.

Drittes Kapitel.

Das Protoplasma.

Die rein statistische Methode wird auf dem Gebiete der Erblichkeitsforschung nur von einer verhältnismäßig geringen Zahl von Biologen gepflegt und weitergebildet. Es sind zwei andere Untersuchungsrichtungen, deren Ziele, Wege und Ergebnisse zurzeit im Vordergrund des Interesses stehen: die Morphobiologie der Fortpflanzungselemente (Vererbungscytologie) und die experimentelle Bastardforschung.

Die ersten wirklich nachhaltigen Anstöße für die Inangriffnahme des Vererbungsproblems gingen in der Tat von der Zellen- und Befruchtungslehre aus, und wenn auch schon Jahrzehnte hindurch, auf zoologischer Seite, namentlich durch Darwin, Standfuß, Haacke und Weismann[1]), immer wieder planmäßige Kreuzungsexperimente eingeleitet worden waren, so brachte es doch die ganze Entwickelung der zoologischen Wissenschaft und ihr Jahrzehnte hindurch vorwiegend phylogenetisch-morphologischer und deskriptiv-entwickelungsgeschichtlicher Charakter mit sich, daß wenigstens von seiten der Zoologen die Erforschung des materiellen Substrates der Vererbungserscheinungen im ganzen früher betrieben wurde, als das experimentelle Studium des groben, äußerlichen Vererbungsverlaufes.

Die von O. Hertwig, Strasburger und Weismann in den Dienst der Vererbungslehre gestellte Keimzellenforschung konnte freilich den vorwiegend morphologischen Charakter, welcher noch in den 70er und 80er Jahren die Zoologie im ganzen kennzeichnete, nicht

[1]) Weismann hat schon in den 80er und 90er Jahren eine ganze Reihe von experimentell-vererbungsgeschichtlichen Untersuchungen in Angriff genommen oder angeregt, so die bekannten Versuche mit Mäusen, welche die Frage nach der Vererbung von Verletzungen entscheiden sollten, ferner die von Guaitaschen Kreuzungsversuche mit Mäusen und verschiedene Experimente mit Schmetterlingen und Ostrakoden.

aufrecht erhalten. Es war vielmehr in der Natur des speziellen Objektes gelegen, daß hier von Anfang an eine innige Durchdringung morphologischer und physiologischer Probleme und Methoden stattfand, und so ist es gerade die von der Vererbungstheorie immer aufs neue vorwärts getriebene Keimzellenforschung gewesen, welche eine große Zahl zoologischer Forscher von der reinen Morphologie in die Morphobiologie herübergeleitet hat.

Dem historischen Gang der Forschung entsprechend, werden in diesem Buche zunächst die Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas und die mit ihr unmittelbar zusammenhängenden Vererbungshypothesen ihre Besprechung finden. Zuvor sollen aber die wichtigsten Ergebnisse der Zellen- und besonders der Keimzellenforschung, soweit sie unser Gebiet berühren, in übersichtlicher Weise zusammengestellt werden.

Als Ausgangspunkt und Grundlage aller tierischen und pflanzlichen Lebenserscheinungen ist die lebende Substanz oder, wie sie seit Hugo von Mohl bezeichnet wird, das Protoplasma (Plasma) zu betrachten[1]).

Fig. 7.

Alveoläres Plasma von Trichosphaerium (Rhizopod). Nach Schaudinn.

In einigen Fällen, so am Zelleib der kleinsten Lymphkörperchen, erscheint das Protoplasma als optisch homogen, häufig läßt es aber, wenigstens bei vielen lebenden Objekten und am getöteten (konservierten) Material, eine deutliche mikroskopische Struktur erkennen, entweder eine Waben- oder Alveolarstruktur (Wabentheorie Bütschlis), oder eine feinkörnige (Granulatheorie Altmanns), oder schließlich eine fädige oder filzartige Beschaffenheit (Filar- oder Fadengerüsttheorie Flemmings). Im ersten Falle, der im Zelleib zahlreicher Protozoen verwirklicht ist (Fig. 7), sind kleinste Tröpfchen (Alveolen) einer flüssigeren Substanz in so dichter Anordnung in einer weniger flüssigen eingelagert, daß die letztere nur in Gestalt von sehr dünnen Lamellen zwischen den Alveolen hervortritt und in ihrer Gesamtheit im optischen Durchschnitt das Ansehen einer Honigwabe gewährt. Im zweiten Falle sind Körnchen (Granula) einer anscheinend bald festen, bald flüssigen Substanz ebenfalls in dichtester Anordnung in ein Grundplasma eingelagert (Fig. 8), während im letzten Falle innerhalb einer Grundmasse (Zwischenmasse) fibrillen-, strang- oder gerüstförmige Bildungen auftreten (Fig. 9). Vielfach kommen auch zwei oder drei dieser Strukturen in derselben Zelle vor.

Wohl die meisten Zoologen sind nach dem Vorgang Bütschlis der Ansicht, daß der wabige Bau den typischen, primitiven Zustand

[1]) Vgl. Spiro 1910, sowie Guyer, Trans. Amer. Micr. Soc., Bd. 30, 1911.

des Protoplasmas darstellt. Allerdings ist bei Amöben, tierischen Eiern und Embryonalzellen, wo dieser Bau am deutlichsten hervortritt, keine feste, gerüstartige Struktur anzunehmen, wozu man anfangs, durch histologische Präparate verleitet, vielfach geneigt war, sondern ein im allgemeinen flüssiger Aggregatzustand[1]), wie schon die Abkugelung isolierter Protoplasmamassen zeigt, auf welche keine andere Kräfte als nur die Oberflächenspannung wirken. Wir haben also wohl, entsprechend der Auffassung der meisten Botaniker, Emulsionen vor uns, d. h. Gemenge von zwei Flüssigkeiten, von denen das zähflüssigere (nach Quincke kolloidreiche, „ölartige") Hyaloplasma die Wabenwände bildet, das dünnflüssigere (nach Quincke kolloidarme, „wasserartige") Enchylema die Kämmerchen ausfüllt. Da die Enchylematröpfchen so dicht aneinander gelagert sind, daß sie sich abplatten, so erinnern diese Emulsionen auch an Schäume, d. h. an Gemenge von Flüssigkeit und Gasbläschen, und werden daher auch als emulsoide Schaummischungen (Spumoide nach Rhumbler) bezeichnet. Vorübergehende oder dauernde Übergänge der Kolloide aus dem Sol- in den Gelzustand können zur Bildung von Häuten (Pelliculae), Achsenfäden bei Pseudopodien, fibrillen- oder fachwerkartigen „Zugstraßen" in Drüsenzellen (Fig. 9), sowie zu den bei Zellteilungen auftretenden Polstrahlungen (s. unten, Fig. 19, 20) führen. Auch jenseits der Grenzen der mikroskopischen Sichtbarkeit ist, abgesehen von diesen Verschiedenheiten des Aggregatzustandes, eine heterogene oder heteromorphe Beschaffenheit des Protoplasmas innerhalb der einzelnen Zellen anzunehmen, worauf besonders die hochspezialisierten

Fig. 8. Fig. 9.

Fig. 8. Körniges Plasma einer Schleimzelle des Salamanderdarms. Nach M. Heidenhain.

Fig. 9. Fibrilläre Plasmastrukturen in den Darmzellen des Frosches. Nach M. Heidenhain.

[1]) Vgl. besonders Lepeschkin 1911, Rhumbler 1914.

Differenzierungen bei Einzelligen (Radiolarien, Infusorien) und das Nebeneinandervorkommen mehrerer Fermente in derselben Zelle, das nur durch eine Lokalisation ihrer Bildungsstätten erklärt werden kann, hinweist[1]). Was die erwähnten Granula anbelangt, so haben diejenigen der Schleimdrüsen sicher den Charakter von Sekrettröpfchen, während diejenigen der Eiweiß- und Fermentdrüsen in ihren Anfangsstufen und besonders die sogenannten Mitochondrien (Chondriosomen), die als färbbare Körnchen, Körnchenreihen oder Fädchen besonders in Geschlechts- und Embryonalzellen vorkommen, von manchen Forschern als lebende, durch Assimilation wachsende, vom Grundplasma abgegliederte Gebilde (autonome Organellen) betrachtet werden[2]).

Für die chemische Inangriffnahme des Protoplasmas liegen zwei Möglichkeiten vor: die makrochemische Methode untersucht die chemische Zusammensetzung und die Eigenschaften derjenigen Stoffe, welche sich in genügend großen Mengen aus den Geweben isolieren lassen, also z. B. die aus dem Fischsamen zu gewinnenden Eiweißverbindungen, während die Mikrochemie unter Zuhilfenahme sogenannter differenzierender Farbstoffe, durch welche jeweils bestimmte Zellbestandteile ausschließlich oder besonders stark tingiert werden, die spezielle Verbreitung und Lokalisation der Stoffe nachzuweisen versucht. Die Erfolge der ersteren Methode knüpfen sich vorwiegend an die Namen Miescher und Kossel an, die des zweiten Verfahrens sind vor allem den Botanikern E. Zacharias und Fischer und den Histologen Ehrlich, Weigert und M. Heidenhain zu verdanken.

Beide Methoden haben mit der großen Schwierigkeit zu kämpfen, daß bei jedem chemischen Eingriff nur tote Umwandlungs- und Zerfallsprodukte, also Protoplasmatrümmer, erhalten werden, so daß die im Leben vorkommenden und wirksamen Stoffe in der Regel nicht direkt zu ermitteln sind. Bei der mikrochemischen Methode kommt noch hinzu, daß sich am lebenden Material manche Strukturverhältnisse wegen ihres sehr gleichmäßigen Lichtbrechungsvermögens nur unvollkommen voneinander abheben und also eine Identifizierung der am fixierten Objekt gemachten Befunde mit den im Leben beobachteten Dingen, sowie die Entscheidung, inwieweit es sich bei ersteren um Kunstprodukte handelt, nicht immer ganz einfach ist. So ist denn die Erwartung, die man anfangs bezüglich der mikrochemischen Bedeutung der färbungsanalytischen Untersuchungsmethoden gehegt hat, bisher nur in geringem Umfange erfüllt worden. So wertvoll nämlich auch die differenzierenden Färbungen sind, um am toten oder auch am lebenden Objekt (Vitalfärbungen!) die auf kleinem Raume nebeneinander liegenden Strukturen in höherem Grade unter-

[1]) Hofmeister 1901, Ruhland 1913. In diesem Sinne hat auch die Ansicht eine gewisse Berechtigung, daß die Kolloide ein einigermaßen permanentes und bestimmt angeordnetes Gerüstwerk oder Substratum bilden, durch welches die Verteilung der übrigen Substanzen bestimmt wird (Spiro 1910, Guyer 1911).

[2]) Vgl. Heidenhain 1907, S. 380, 385, 476.

scheidbar zu machen, so beschränkt sich ihre Bedeutung für die chemische Erkenntnis der lebenden Substanz im wesentlichen darauf, daß je nach der Affinität zu basischen oder sauren Farbstoffen [1]) (Basophilie oder Acidophilie) der saure bzw. basische Charakter bestimmter Protoplasmabestandteile erkannt werden kann. Im übrigen mehren sich die Stimmen zugunsten der Ansicht, daß viele Gewebefärbungen überhaupt nicht auf chemischen Prozessen (Entstehung neuer Verbindungen), sondern auf einem physikalischen Vorgang, auf der Einlagerung der Farbstoffe in die Intermolekularlücken (Adsorption) beruhe.

Unter den kolloiden Substanzen, welche am Aufbau des Protoplasmas hervorragend beteiligt sind, sind die Eiweißstoffe (Proteinstoffe) und Lipoide am genauesten bekannt. Die Eiweißstoffe enthalten im allgemeinen die Elemente C, O, H, N, S und setzen sich in der Hauptsache aus bestimmten α-Aminosäuren zusammen, die nach Emil Fischer als Säureamide kettenartig miteinander verkoppelt sind und beim Kochen mit HCl oder H_2SO_4 oder bei Wirkung von Verdauungsfermenten (Trypsin) als sogenannte primäre Spaltprodukte voneinander getrennt werden können. Emil Fischer ist es gelungen, zwei oder mehrere dieser primären Spaltprodukte zu Säureamidketten (Peptiden) zusammenzufügen, die den einfachsten Eiweißkörpern, den Peptonen, nahestehen.

Ein derartiges, z. B. aus den beiden Aminosäuren Glycin (Glykokoll, $CH_2[NH_2].COOH$) und Alanin ($NH_2.CH[CH_3].COOH$) sich zusammensetzendes Produkt, das Glycylalanin, hätte danach folgende Struktur:

$$CH_2(NH_2).CO.NH.CH(CH_3).COOH.$$

Bei Hydrolysierung zerfällt es wieder in die beiden Aminosäuren.

Auch andere Elemente als die genannten können am Aufbau der Eiweißkörper beteiligt sein. So enthält der rote Blutfarbstoff (Hämoglobin) der Wirbeltiere Eisen, ein im Blute der größeren Krebse und vieler Mollusken enthaltener Eiweißkörper, welcher beim Schütteln mit Luft dem Blute eine blaue Farbe verleiht (Hämocyan), ist kupferhaltig, und in einem in der Schilddrüse vorkommenden Eiweißkörper (Thyreojodin) ist Jod enthalten.

Speziell in den Zellkernen finden sich Nucleoproteide (Nucleine im Sinne der älteren Zellforschung) vor, d. h. zusammengesetzte Eiweißverbindungen, welche sich in Nuclein (im Sinne der neueren Chemie) und Eiweiß spalten lassen. Bei weiterer Spaltung zerfällt das Nuclein seinerseits in eine phosphorreiche organische Säure, die Nucleinsäure, und Eiweiß. Die Nucleinsäure liefert bei weiterer Spaltung Phosphorsäure, Purin- und Pyrimidinbasen, sowie Zucker (z. B. eine Pentose: die d-Ribose).

Unter den Lipoiden versteht man gewisse Zellbestandteile, die sich durch Äther und ähnliche Lösungsmittel extrahieren lassen. Zu

[1]) Im ersten Falle Karmin, Hämatoxylin, basische Anilinfarben, z. B. Methylgrün, Safranin; im zweiten Falle saure Anilinfarben, z. B. Säurefuchsin, Lichtgrün.

ihnen gehören Fettsubstanzen, Phosphatide und Sterine. Unter den Phosphatiden ist zu nennen das P- und N-haltige Lecithin, welches namentlich im Sperma und Eidotter und als ein zweifellos sehr bedeutsamer P-Träger auch im Gehirn in bedeutenden Mengen vorkommt, zu den Sterinen gehört das P- und N-freie Cholesterin, welches offenbar in sämtlichen Zellen, und zwar wahrscheinlich immer als ein und dieselbe Verbindung auftritt.

Zu den regelmäßigen Plasmabestandteilen gehören dann noch die Fermente (Enzyme), anorganische Salze und Wasser. Erstere spielen bei den in der lebenden Substanz sich vollziehenden chemischen Umsetzungen eine wichtige Rolle als Katalysatoren, d. h. als Stoffe, welche durch ihre Anwesenheit die Reaktionsgeschwindigkeit gewisser chemischer Vorgänge vergrößern. Sie werden in den Lebewesen selber gebildet, und zwar können in derselben Zelle nebeneinander sehr verschiedene Fermente auftreten.

Für die theoretische Vererbungslehre ist nun vor allem die Frage von Interesse, ob die in der lebenden Substanz vorkommenden Stoffe, insbesondere die Eiweißstoffe, spezifisch verschieden sind, d. h. eine von Art zu Art wechselnde chemische Zusammensetzung aufweisen. Schon 1876 hat G. Jäger[1]) aus der spezifischen und individuellen Verschiedenheit der Riechstoffe die Vorstellung abgeleitet, daß die lebende Substanz nicht bloß der verschiedenen Tierspezies, sondern auch der einzelnen Individuen einer Art eine verschiedene chemische Zusammensetzung haben müsse, eine Schlußfolgerung, welche damals mit unverdientem Spott aufgenommen wurde. In der Tat hat die Untersuchung der Eiweißkörper, besonders der Hämoglobine, bestimmte Anhaltspunkte für diese Auffassung ergeben. Schon die kristallinische Form der Hämoglobine zeigt bei den verschiedenen Tierformen Unterschiede, die auf die chemische Verschiedenheit, speziell der im Hämoglobin enthaltenen Eiweißkörper, schließen lassen, zum Teil allerdings wohl auch auf die Wirkung des verschiedenen Salzgehaltes des Blutes zurückzuführen sind. Unter den Nagern weisen z. B. das Meerschweinchen Tetraeder, der Hamster kurze, dicke, rhombische Prismen, das Eichhörnchen sechsseitige Tafeln auf[2]).

Von besonderem Interesse würde es in vererbungstheoretischer Hinsicht sein, wenn die Nucleoproteide des Kerns chemisch genauer bekannt wären. Wir können hier nur so viel sagen, daß der Nucleinsäureanteil offenbar nur geringe Variationen aufweist. So konnte z. B. gezeigt werden, daß bei so entfernt stehenden Tierformen, wie beim Seeigel (Arbacia), Lachs und Hering, keinerlei chemische Unterschiede bezüglich der Sperma-Nucleinsäure bestehen[3]), dagegen scheinen auch hier die Eiweißanteile nicht unerheblich zu wechseln.

Der unmittelbare chemische Nachweis für die spezifische Verschiedenheit von Eiweißkörpern ist bei Sameneiweißen von Pflanzen

[1]) Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 27, 1876.
[2]) Vgl. Huppert 1896.
[3]) Vgl. Burian 1906, sowie Kanitz 1910, S. 247.

(Osborne), bei Protaminen aus Fischspermatozoen (Kossel), bei Fibroinen verschiedener Seidensorten, sowie bei den Keratinen der Haare (Abderhalden) erbracht worden. Auch auf die vielfach beobachteten spezifischen Unterschiede in der Form der Pigmentkörner bei Säugern und Vögel sei hingewiesen[1]). Ferner lehren Transfusionsversuche, daß das Blut eines Warmblüters nicht durch das „artfremde" Blut einer anderen Spezies ersetzt werden kann; besonders wichtig ist aber die Tatsache, daß das mit dem Serum einer Spezies A vorbehandelte Blut eines Versuchstieres nur im Serum dieser Spezies A und höchstens in dem der nächstverwandten Arten, nicht aber im Serum entfernter stehender Formen „Präzipitate" hervorrufen kann, was auch wieder auf eine spezifische Verschiedenheit der Serumalbumine schließen läßt. Diese hauptsächlich auf Wassermann (1900) und P. Uhlenhuth (1901) zurückzuführende Methode der Serumdiagnostik (biologisches Eiweißdifferenzierungsverfahren, Präzipitationsmethode) ist u. a. auch mit Erfolg auf die Pflanzensystematik[2]) und Haustierkunde[3]) zur Ermittelung der Verwandtschaftsverhältnisse übertragen worden.

Alles in allem ist man berechtigt, mit R. Fick, in Anlehnung an den O. Hertwigschen Begriff der „Artzelle", von einem „Artplasma" und wohl auch von einem Rassenplasma (Reine-Linien-Plasma) zu sprechen. Dagegen ist es trotz der ungeheuren Anzahl von Isomerien, die bei jeder einzelnen Eiweißverbindung denkbar sind (Miescher), nicht wohl angängig, verschiedene „Individualplasmen" im Sinne Ficks anzunehmen, vielmehr scheinen den Individuen nach Correns' Untersuchungen über die Selbststerilität der Pflanzen (Cardamine) nicht einzelne Individualstoffe, sondern nur bestimmte Kombinationen von (Rassen-)Stoffen eigen zu sein. Damit stehen auch serologische Erfahrungen bei Hunden u. a. im Einklang[4]).

Unsere Vorstellungen vom Aufbau des Protoplasmas entstammen nicht bloß der direkten morphologischen und chemischen Beobachtung, sondern auch allgemeinen, von verschiedenen Gesichtspunkten aus angestellten Erwägungen. Schon bei der mikroskopischen Betrachtung lassen die sichtbaren Formbestandteile „hinsichtlich ihrer Ausmessungen nach der Richtung des Kleinen hin eine abnehmende Reihe erkennen, an deren Ende sie im Bereich des Metamikroskopischen verschwinden" (Heidenhain). So wird man schon hier mit Notwendigkeit zu der Annahme einer jenseits der Leistungsfähigkeit unserer Instrumente liegenden „Metastruktur"[5]) des Protoplasmas geführt,

[1]) Nach Post, Arch. path. An. u. Phys., Bd. 135, 1894, bzw. nach Untersuchungen meiner Schüler Spöttel und Ladebeck bei Tauben und Hühnern.

[2]) Literatur bei E. Janchen, Mitt. Naturw. Ver. Univ. Wien, Bd. 11, 1913, S. 1, und K. Gohlke, Die Brauchbarkeit der Serumdiagnostik usw. Stuttgart u. Berlin (Grub) 1913.

[3]) Vgl. Lühning, Diss. Bern, Landw. Jahrb. 1913.

[4]) v. Dungern und Hirschfeld, Münch. med. Woch. 1910, S. 741.

[5]) Roux 1883.

einer Vorstellung, welche sich auch bei der theoretischen Betrachtung der Lebenserscheinungen, insbesondere der Vererbungsprozesse, immer wieder aufgedrängt hat.

Es hat zuerst wohl Brücke[1]) in bestimmterer Weise sich für die Existenz elementarer Lebenseinheiten ausgesprochen, welche eine Zwischenstufe zwischen der Zelle und den chemischen Molekülen bilden und die Fähigkeit der Assimilation und Vermehrung zeigen. Dieser Gedanke hat dann immer wieder in der theoretischen Biologie Herrschaft gewonnen. Es sind im wesentlichen die nämlichen Dinge, die von Spencer als physiologische Einheiten[2]), von de Vries als Pangene, von Wiesner als Plasomen, von Weismann als Biophoren, von Roux als Isoplassonten und Automerizonten, von O. Hertwig als Bioblasten bezeichnet werden. Alle diese Forscher nehmen an, daß diese Teilchen einen höheren Wert haben als die Moleküle der organischen Verbindungen, daß sie von ihnen durch die Fähigkeit der Assimilation und des Stoffwechsels, des Wachstums und der Vermehrung auf dem Wege der Selbstteilung unterschieden sind und wahrscheinlich Aggregate von verschiedenartigen Molekülen darstellen. Auf der Konstitution dieser Molekülgruppen, vielleicht auch auf einer bestimmten gegenseitigen Verbindung untereinander verschiedener Molekülgruppen beruht nach jener Anschauung die Metastruktur, Organisation oder Architektonik des Plasmas, und diese bedingt ihrerseits wieder den regelmäßigen spezifischen Ablauf der Lebenserscheinungen. Wie eine Uhr mit dem Einstampfen aufhört, eine Uhr zu sein, obgleich Qualität und Quantität des Metalles unverändert bleiben, so ist auch mit dem Zerreiben eines anscheinend so homogenen Plasmakörpers, wie es z. B. die Lohblüte (Aethalium septicum, jetzt Fuligo varians) ist, das Leben vernichtet, ein viel zitierter Vergleich, der freilich nach unseren jetzigen Kenntnissen nicht ohne weiteres verallgemeinert werden darf[3]).

Einige neuere Autoren sprechen direkt von Plasmamolekülen (Davenport) oder Biomolekülen (Giglio-Tos), wobei von der Vorstellung ausgegangen wird, daß diese der Assimilation und Teilung fähigen Atomgruppen nur durch die Komplikation ihres Baues von den vielatomigen Molekülen hochorganisierter organischer Verbindungen, wie z. B. der aromatischen Körper oder Eiweißstoffe, verschieden sind.

---

[1]) Vielfach wird Henle als Urheber dieser Vorstellung genannt. Vermutlich hat man dabei diejenigen Stellen in seiner Allgemeinen Anatomie (Leipzig 1841, S. 163, 216) im Auge, an welchen er von einer Entstehung und Zusammensetzung der Zellen aus „Elementarkörnchen" spricht.

[2]) Über den Unterschied zwischen den physiologischen Einheiten Spencers und den Keimchen Darwins siehe Weismann, Keimplasma, S. 8.

[3]) Hofmeister 1891 hebt hervor, daß man auch mit zertrümmerten, in einen Brei verwandelten tierischen Organen einzelne Lebensvorgänge nachzuahmen imstande ist, und daß gerade durch Zertrümmerung von Zellen der Nachweis in ihnen eingeschlossener chemischer, im Leben tätiger Agenzien, z. B. mancher Fermente, ermöglicht worden sei.

Von verschiedenen Seiten ist darauf hingewiesen worden, wie schwierig es sei, sich die Teilbarkeit des so gebauten Protoplasmas, insbesondere die bei den meisten Zellteilungsvorgängen anscheinend vollkommen symmetrische Verteilung seiner Qualitäten, vorzustellen. Vor allem haben Haacke und Kassowitz diese Schwierigkeit für die Weismannschen Ide (wie wir sehen werden, lebende Protoplasmateile höherer Ordnung, die sich aus Biophoren zusammensetzen) hervorgehoben, und Driesch hat im Zusammenhang damit das Wort von der „Unteilbarkeit dreidimensionaler Maschinen" geprägt[1]).

Indessen ist schon verschiedentlich gezeigt worden, daß es auch gewisse organische Verbindungen gibt, deren Moleküle unter geeigneten Bedingungen (d. h. bei Vorhandensein bestimmter Verbindungen, mit welchen sie Reaktionen ausführen) von dem ursprünglichen Zustand a in einen Zustand b übergehen, um sich sodann wieder in 2 Mol. vom Zustand a zu spalten. So hat Giglio-Tos darauf hingewiesen, daß ein Essigsäuremolekül bei sukzessiver Zuführung geeigneter „Nährsubstanzen" (Phosphorchlorid, Zinkäthyl) sich unter Abspaltung verschiedener „Sekretstoffe" in 1 Mol. Methyläthylketon umwandelt, und daß sich dieses bei Zufuhr von Sauerstoff wieder in 2 Mol. Essigsäure spaltet. Ähnliches läßt sich für Benzolverbindungen nachweisen, insofern z. B. aus Phenetidin ($C_2H_5OC_6H_4NH_2$) bei Phenolzusatz und Ätherbehandlung ein Körper (Phenoazophenotol) entsteht, dessen Molekül gewissermaßen ein doppeltes Phenetidinmolekül darstellt und durch Reduktion tatsächlich auch in zwei Phenetidinmolekeln gespalten werden kann[2]). Hier haben wir also die chemischen Analoga der Assimilation, der Sekretion, des Wachstums und der Teilung vor uns. Natürlich ist aber die Heranziehung derartiger chemischer Prozesse nichts weiter als ein ganz roher Versuch, zu einem Bild von der Selbstteilung der Protoplasmateilchen zu gelangen, sowie man z. B. von „Bahnen" oder „Verknüpfungen" redet, wenn man den Verlauf der Gehirnfunktionen der Vorstellung näher bringen will.

Die vergleichsweise Erwähnung einer der aromatischen Körper ist vielleicht deshalb noch von Interesse, weil diese Verbindungen mit ihrer großen Zahl von Atomen, mit dem ringförmig geschlossenen Aufbau, den zahlreichen Isomerien und den austauschfähigen seitlichen Atomgruppen am ehesten eine vorläufige Vorstellung von der Konstitution der kleinsten Lebensteilchen geben können. So meint auch Giglio-Tos, daß die Biomoleküle den Bau komplizierter Ketten mit verzweigten Ästen besitzen, und vor allem ist auch die moderne Serumforschung zu ähnlichen Vorstellungen von der Konstitution des Protoplasmas gelangt. Nach Ehrlich besteht nämlich das Protoplasma aus einem Leistungskern, dem eigentlichen vitalen Zentrum, und

[1]) H. Driesch, Die organ. Regulationen. Leipzig 1901, S. 190; Anat. Hefte, II. Abt., „Ergebnisse" 1901, S. 943.

[2]) Nach freundlicher Mitteilung von Prof. H. Kauffmann in Stuttgart.

den Seitenketten, welche als Organe des Protoplasmas dienen. Im speziellen haben bestimmte Seitenketten, die Rezeptoren oder Nutrizeptoren, die Fähigkeit, auf Grund einer bestimmten chemischen Konstitution und Affinität die assimilationsfähigen Nährstoffe zu verankern und so die Assimilation einzuleiten.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 3.

Abderhalden, E., Lehrbuch der physiologischen Chemie. Bd. 2, 3. Aufl., Berlin 1915; Bd. 1, 4. Aufl., Berlin 1920.

Bechhold, H., Die Kolloide in der Biol. und Medizin. Dresden u. Leipzig 1912.

Brücke, E., Elementarorganismen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 44 (2), 1861.

Brüel, L., Art.: „Zelle und Zellteilung". Handwörterb. Naturw., Bd. 10. Jena 1914.

Bütschli, O., Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892; sowie Arch. Entw. Mech., Bd. 11, 1901.

Burian, R., Chemie der Spermatozoen. Ergebn. d. Phys., 5. Jahrg., 1906.

Cohnheim, O., Art.: „Eiweißkörper". Handwörterb. Naturw., Bd. 3, Jena 1912.

Correns, C., Selbststerilität und Individualstoffe. Festschr. med.-nat. Ges. Münster zur 84. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte 1912. Münster i. W.

Ehrlich, P., Über Partialfunktionen der Zelle. Münch. Med. Wochenschr. 1909.

Fick, R., Über die Vererbungssubstanz. Arch. f. Anat. u Phys. 1907.

Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

Giglio-Tos, E., Les Problèmes de la vie. I—IV. Turin u. Cagliari 1900—1910.

Haacke, W., Gestaltung und Vererbung. Leipzig 1893.

Haecker, V., Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena 1899.

Heidenhain, M., Plasma und Zelle. I. Jena 1907.

Hertwig, O., Allgemeine Biologie. 4. Aufl., Jena 1912; 5. Aufl., Jena 1920.

Hofmeister, F., Die chemische Organisation der Zelle. Braunschweig 1891; sowie Naturw. Rundschau 1901.

Huppert, Über die Erhaltung der Arteigenschaften. Prag 1896.

Kanitz, A., Das Protoplasma als chemisches System. Handb. d. Biochemie, Bd. 2, 1. Hälfte, Jena 1910.

Kassowitz, M., Allgemeine Biologie. I. u. II. Wien 1889.

Kossel, A., Zur Chemie des Zellkerns. Zeitschr. phys. Chem., Bd. 7, 1882.

Lepeschkin, W. W., Über die Struktur des Protoplasmas. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 29, 1911.

Meyer, Arth., Morph. u. phys. Analyse d. Zelle d. Pflanzen u. Tiere. 1. Teil. Jena 1920.

Miescher, F., Die Spermatozoen einiger Wirbeltiere. Verh. Naturf. Ges. Basel, Bd. 6, 1878.

Quincke, G., Mehrere Aufsätze über Oberflächenspannung und flüssige Niederschläge. Ann. Phys. (4), Bd. 7, 1902 bis Bd. 15, 1904; sowie Verh. Deutsch. physikal. Ges., Bd. 4, 1902.

Rhumbler, L., Das Protoplasma als physikal. System. Ergebn. Physiol., Bd. 14, 1914.

Roux, W., Beiträge zur Morph. der funktionellen Anpassung. I. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1883. (Auch: Ges. Abh., Bd. 1, 1895.)

—, Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik. Erg. An. u. Entw., Bd. 2, 1892.

Ruhland, W., Zur chemischen Organisation der Zelle. Biol. Centralbl., Bd. 33, 1913.

Spencer, H., Principles of Biology 1864—1866 (2. ed. of vol. 1, 1899).

Spiro, K., Physikalische Chemie der Zelle. Handb. d. Biochemie, Bd. 2, 1. Hälfte. Jena 1910.

Vries, H. de, Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.

Weismann, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.

Zacharias, E., Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progr. rei bot., Bd. 3, 1909.

Viertes Kapitel.

Zellenlehre. Zellkern.

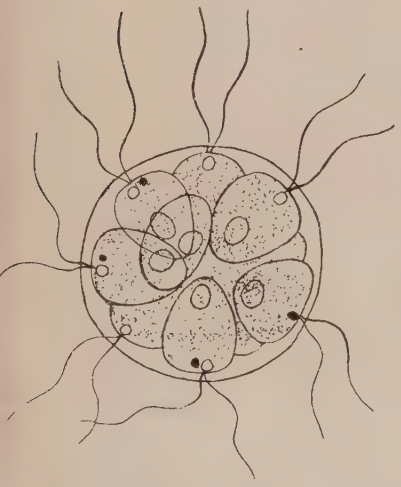
a) Die Theorie der Vererbung hat nicht nur an die Protoplasmatheorie, sondern vor allem auch an die Zellenlehre angeknüpft, und wenn auch neuerdings die nichtzellulären Bakterien vielfach in den Kreis der vererbungsgeschichtlichen Forschung gezogen worden sind, so wurzelt doch die heutige Vererbungstheorie in der von Schleiden und Schwann begründeten Zellenlehre, und zwar in der Fassung, wie sie ihr ursprünglich von Schleiden, Nägeli, Virchow u. a. gegeben worden ist. Darnach sind alle höheren tierischen und pflanzlichen Organismen in ihren meisten Organen aus Gebilden niedrigerer Ordnung, den Zellen, zusammengesetzt, welche, morphologisch betrachtet, die letzten Formelemente oder Bausteine des Organismus darstellen, in physiologischer Hinsicht dagegen als Elementarorganismen oder als Lebenseinheiten zu betrachten sind. Das letztere soll heißen, daß alle Lebensvorgänge, welche der Organismus als Ganzes zeigt, z. B. Assimilation, Wachstum, Vermehrung, sich im kleinen an den einzelnen Zellen abspielen.

Diese „Bausteintheorie" hat sich bald zur „Zellenstaattheorie" weiterentwickelt. Milne Edwards in den 50er Jahren und dann namentlich Haeckel und H. Spencer haben die Vorstellung zu begründen versucht, daß die Zellen innerhalb des Körpers eine Art von sozialer, auf Arbeitsteilung beruhender Gemeinschaft darstellen[1]). Diese Zellenstaaten oder Zellenrepubliken kommen sowohl in der Stammesgeschichte wie in der Entwickelung des einzelnen Individuums dadurch zustande, daß die ursprünglich gleichartigen Glieder einer Zellenfamilie, z. B. einer jungen, auf dem Stadium der Gattung Pandorina (Fig. 10) befindlichen Volvoxkolonie oder eines im „Morulastadium" stehenden tierischen Eies, auf Grund zunehmender morphologischer Differenzierung und physiologischer Arbeitsteilung sich immer mehr spezialisieren, dabei aber immer abhängiger von anderen Zellen und vom ganzen Körper werden, also nach H. Spencer dem Ganzen integriert werden.

[1]) Näheres bei O. Hertwig und Heidenhain.

Besonders nach zwei Richtungen hin ist versucht worden, die ursprüngliche „Zellenstaattheorie“ umzugestalten. Einerseits haben mehrere Forscher[1]) die Ansicht verteidigt, daß in der Einzelentwickelung nicht die Zellen durch ihren Teilungsrhythmus und ihre Teilungsrichtung die Form des Ganzen bestimmen, wie man namentlich zoologischerseits anzunehmen pflegte, sondern daß umgekehrt die Anordnung der Teile durch das Wachstum und die Formgestaltung des Ganzen beherrscht wird, etwa in der Weise, daß die Form des Körpers und sein Wachstum durch die Wachstumsrichtung und den Wachstumsdruck des strömenden Protoplasmas reguliert wird (Sachs).

Fig. 10.



ge Pandorinakolonie nach Pringsheim aus Weismann.

Fig. 11.

Caulerpa crassifolia nach Sachs.

Daß in der Tat die zelluläre Gliederung nicht die notwendige Bedingung für Wachstum, Formgestaltung und weitgehende Differenzierung ist, zeigen besonders manche Thallophyten, vor allem die Siphoneen oder Schlauchalgen, welche vielkernige Plasmamassen ohne zelluläre Gliederung (Plasmodien) bilden und, wie z. B. Caulerpa (Fig. 11), an einer Hauptachse blatt- und wurzelähnliche Thallusglieder aufweisen können. In solchen Fällen kann der physiologische Begriff der Energide, worunter Sachs den einzelnen Zellkern mit dem von ihm beherrschten Protoplasmabezirk versteht, passende Verwendung finden[2]).

[1]) Die Botaniker Hofmeister, de Bary und Sachs, der Anatom Rauber und der Zoologe Whitman.

[2]) Zur Kritik dieses Begriffs vgl. Flemming, Erg. An. u. Entw., Bd. 1 (1891), 1892; Haberlandt, S. 58; Heidenhain, S. 50.

In ähnlicher Richtung bewegen sich die Gedankengänge von Driesch[1]), welcher betont, daß in der Ontogenese und namentlich auch bei den Regenerationsprozessen der vielzelligen Tiere die auf Wachstum und Differenzierung beruhende Formbildung durchaus nicht von Zellteilungen abhängig zu sein braucht, sondern in hohem Grade vom ganzen abhängt, und ebenso die Anschauungen von Rhode[2]), wonach die histologische Differenzierung in vielen Fällen von vielkernigen Plasmamassen ausgeht, welche aus den mehr selbständigen Embryonalzellen der früheren Entwickelungsstadien entweder auf dem Wege multipler Kernteilung oder durch nachträgliche Verschmelzung ihre Entstehung nehmen[3]).

Auch in der menschlichen Pathologie bahnen sich ähnliche Anschauungen den Weg. Gegenüber dem Standpunkt der von R. Virchow begründeten Zellularpathologie, wonach die Krankheiten als Reaktionen der Zellen auf Reize erscheinen, hat neuerdings Felix Kraus den „Organismusstandpunkt" zur Geltung gebracht und unterstrichen, daß auch in den pathologischen Erscheinungen die Einheitlichkeit des Organismus immer mehr hervortritt.

Auf der anderen Seite ist gegenüber der ursprünglichen Zellstaattheorie namentlich Heidenhain für die Auffassung eingetreten, daß der fertige vielzellige Organismus keineswegs ein reines Zellenaggregat, sondern eine Assoziation ganz ungleichwertiger lebender Formbestandteile, also von Zellen, syncytialen Bildungen, Muskelfasern, Bindegewebsbündeln, elastischen Fasern usw., darstelle. Speziell die Interzellularsubstanzen (Bindegewebsfibrillen, elastische Fasern) und Cuticularbildungen wären darnach nicht als passive Sekrete der Zellen anzusehen, sondern als abgegliederte, modifizierte Teile des Zellprotoplasmas, welche außerhalb der Zellen selbständig assimilieren, weiterwachsen und sich teilen können. Ebenso besitzen Muskel- und Nervenfibrillen ein autonomes Teilungsvermögen[4]). In diesem Zusammenhange ist auch die intrazelluläre Sprossung der Skelettanlagen der Radiolarien[5]) zu erwähnen: speziell bei den Radialstacheln

[1]) 1906, S. 69ff.

[2]) Histogenet. Unters. I, Breslau 1908; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 115, 1916; Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., Heft 20, Leipzig 1914. Zur Kritik vgl. Schaxel, Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 40, 1917, S. 341.

[3]) Rhode nennt die ersteren Plasmodien, die letzteren Syncytien. In der Regel versteht man unter Plasmodien vielkernige Plasmamassen, die als selbständige Organismen, unter Syncytien solche, die als Teile vielzelliger Organismen erscheinen.

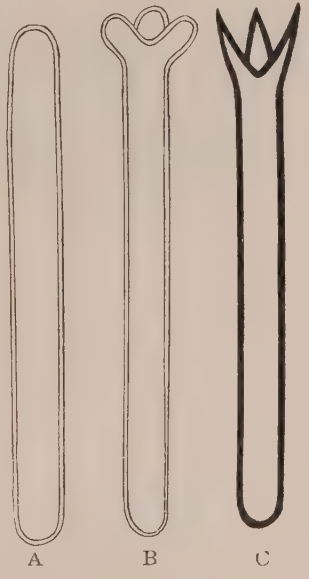
[4]) Vgl. zu dieser „Teilkörpertheorie" Heidenhain 1907; Anat. Anz., Bd. 40, S. 102, 1911; sowie Flemming in O. Hertwigs Handb. d. Entwgesch., Bd. 3, 1902; Biedermann, Zeitschr. allg. Phys., Bd. 2, 1903; Studnička, Anat. Anz., Bd. 31, 1907; Bd. 44, 1913; Meves, Arch. mikr. Anat., Bd. 75, 1910; Schenck 1899. Auch epithelialen Kleinorganen, z. B. den Dünndarmzotten und Geschmacksknospen, wird von Heidenhain (Anat. Anz., Bd. 40, 1911; Bd. 45, 1913) ein Teilungsvermögen zugeschrieben.

[5]) Vgl. V. Haecker, Ergebn. D. Tiefsee-Exp., Bd. 14, 1908, S. 602, sowie Verh. D. Zool. Ges. 1906.

der Aulacanthiden bildet sich wahrscheinlich zunächst ein länglicher, von einer plasmatischen „Vakuolenhaut“ umgebener Gallerttropfen (Fig. 12, A), dann werden auf Grund von regelmäßigen Sprossungsvorgängen die Endäste gebildet (Fig. 12, B) und schließlich kommt die Verkieselung der Vakuolenhaut zustande (Fig. 12, C). Hier bildet offenbar die zunächst häutige Stachelanlage ein relativ selbständiges, mit Sprossungsvermögen ausgestattetes lebendes Formelement.

Alles in allem kann jedenfalls so viel gesagt werden, daß die Differenzierung des Protoplasmas in Kernplasma (Karyoplasma) und extranucleäres Plasma[1]) gegenüber der Differenzierung der lebenden Substanz in gesonderte Zellterritorien das allgemeinere Prinzip darstelle[2]). Wir werden uns also zunächst mit der Sonderung des Protoplasmas in Kern- und extranucleäres Plasma und deren Bedeutung zu beschäftigen haben, zumal gerade für die Vererbungslehre dieser Gegensatz ein besonders wichtiger geworden ist.

Fig. 12.



Intrazelluläre Sprossung der Radialstachelanlage einer Aulacanthide (Aulographis).

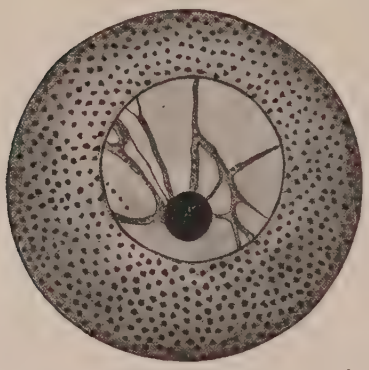
b) Der sogenannte „ruhende“, d. h. nicht in Teilung befindliche Kern (nucleus) erscheint im lebenden Zustande in der Regel als ein ziemlich durchsichtiges, homogenes Bläschen, in welchem sich ein oder mehrere rundliche Körperchen mit manchmal ölartigem Glanz herausheben, die als Kernkörper oder Nucleolen bezeichnet werden. Durch Anstechen oder Pressen der Kerne gelingt an geeigneten Objekten der Nachweis, daß ihr Aggregatzustand zwischen flüssig und zähflüssig (viskös) wechselt, und daß eine Kernmembran bald als deutliches Häutchen vorhanden ist, bald fehlt[3]).

Am konservierten und gefärbten Material werden im Kerninhalt außer den stark färbbaren Kernkörpern gewöhnlich eine Grundsubstanz, der „Kernsaft“ und ein grobmaschig-netzförmiges oder schwammartiges (spongiöses), den Kernraum durchsetzendes Kerngerüst unterschieden (Fig. 13; Fig. 14, C; Fig. 17, A, 1). Die nicht färbbare Substanz des Kerngerüstes wird von den Histologen gewöhnlich Linin oder Achromatin genannt, während die färbbare Substanz, welche den Lininfäden in Form kleiner Körnchen ein- oder angelagert erscheint, die Bezeichnung Chromatin erhalten hat.

[1]) Der Ausdruck Cytoplasma bezeichnet das Protoplasma des Zelleibes.
[2]) Vgl. auch Kraus 1919, S. 141.
[3]) Vgl. Albrecht, Gurwitsch, Groß, Brüel.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die im Präparat netzartig oder spongiös erscheinenden Kerngerüste Schrumpfungs- oder Gerinnungsprodukte sind, erzeugt durch die Wirkung der für die Abtötung und Konservierung der Gewebe verwandten Reagenzien (Sublimat- und Osmiumgemische usw.)[1]). Dem lebenden Zustand werden dagegen diejenigen Kernbilder am nächsten kommen, welche an Stelle eines grobmaschigen Kerngerüstes den Kernraum von einer schwach färbbaren, homogenen oder alveolären (feinwabigen) Substanz, dem Grundplasma oder Karyoplasma, erfüllt zeigen, in welchem die stark färbbaren Kernsubstanzen, Chromatinkörnchen und Kernkörper als selbständige Gebilde eingelagert erscheinen (siehe unten Fig. 17, B, 1)[2]).

Fig. 13.



Unreifes Eierstocksei eines Echinoderms. Nach O. Hertwig.

Dafür, daß diese Auffassung die zutreffende ist, spricht u. a. die Beobachtung, daß die sehr großen „ruhenden" Kerne der tripyleen Radiolarien, je nach der Beschaffenheit und Wirkung der Konservierungsmittel, die zwischen den Nucleolen („Binnenkörpern") gelegene Grundsubstanz bald in Form eines spongiösen Flechtwerks (Fig. 14, C), bald als feinkörniges, wolkiges Gerinnsel (Fig. 14, B), bald als gleichmäßig-feinwabige Masse

Fig. 14.

Karyoplasma der Radiolarien (Aulacanthiden) bei verschiedener Konservierung.

(Fig. 14, A) erkennen lassen. Nach dem, was uns sonst über die Beschaffenheit des Protoplasmas und insbesondere die Kerne der Protozoen bekannt ist (vgl. S. 19, Fig. 7), dürfte es nicht zweifelhaft sein, daß wenigstens in diesem Falle das letztgenannte Bild den lebenden Zustand am besten wiedergibt.

---

[1]) Vgl. Rhumbler 1914, S. 520.

[2]) Vgl. Haecker, Jen. Zeitschr., Bd. 37, 1902, S. 385; Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1904, S. 216; 1907, S. 24; Grégoire et Wygaerts, Cellule, Bd. 21, 1903; Tellyesnicky 1902 u. 1905; Maréchal, Anat. Anz., Bd. 25, 1904 u. a.

Bezüglich der chemischen Beschaffenheit der einzelnen Kernanteile besitzen wir nur sehr wenig befriedigende Kenntnisse. Es läßt sich nur so viel sagen, daß im Kern hauptsächlich zweierlei Substanzen vorkommen, die sich chemisch und tinktionell (d. h. bezüglich ihrer Affinität zu den verschiedenen Kernfarbstoffen) voneinander scharf unterscheiden: die früher (S. 22) erwähnten, nur im Kern beobachteten Nucleoproteide und ein den Eiweißstoffen zugehöriger oder nahestehender Körper, das Plastin[1]). Nach der ziemlich übereinstimmenden Ansicht der meisten Autoren bestehen die Chromatinkörnchen des „ruhenden" und des zur Teilung sich vorbereitenden Kernes aus Nuclein[2]), die bei der Teilung hervortretenden Chromosomen oder Chromatinschleifen dagegen setzen sich aus Nuclein und Plastin zusammen[3]). Ferner ist Nuclein zusammen mit Plastin am Aufbau der zusammengesetzten oder Chromatin-Nucleolen beteiligt, dagegen sollen die echten Nucleolen oder Plasmosomen ausschließlich aus Plastin bestehen.

Es ist zurzeit kaum möglich, aus diesen Ergebnissen der Mikrochemie bestimmtere Schlüsse bezüglich des gegenseitigen Verhältnisses der einzelnen Kernsubstanzen zu ziehen, und so gehen die Ansichten über den Chemismus des Kernes und über die Bedeutung der einzelnen Kernteile und ihre Beziehungen noch sehr weit auseinander.

Was speziell die Frage nach der Bedeutung der echten Kernkörper oder Nucleolen (Plasmosomen) anbelangt, so sollen diese Körper, vor allem die sogenannten Keimflecke der Keimbläschen (d. h. der Kerne der unreifen Eier), nach der Ansicht mancher neuerer Forscher wichtige Nähr- oder Baustoffe darstellen, welche bei den Veränderungen der chromatischen und achromatischen Substanzen zur Verwendung kommen[4]). Jedoch neigen sich zurzeit die Anschauungen eines großen Teiles der Forscher der sogenannten Kernsekrettheorie[5]) zu, wonach die Kernkörper Abspaltungsprodukte, Zwischenprodukte des Stoffwechsels darstellen, die sich während der vegetativen Tätigkeit von Zelle und Kern in Tröpfchenform abspalten, um dann noch während der Kernruhe oder zu Beginn der Kernteilung

---

[1]) Vgl. Zacharias 1909, S. 69, 74.

[2]) Heidenhain 1907, S. 153, 162, unterscheidet ein P-reiches, bei Säurefuchsin-Methylgrünbehandlung grün färbbares Basichromatin und ein P-armes, eine rote Tinktion annehmendes Oxychromatin.

[3]) Vgl. Zacharias, l. c., S. 237.

[4]) Über die verschiedenen Kernkörpertheorien vgl. Haecker 1899, S. 114, sowie Hegner 1914, S. 461.

[5]) Bezüglich der Begründung der Kernsekrettheorie vgl. Haecker, Arch. mikr. An., Bd. 45, 1895, S. 246; 1899, S. 114. Eine ganze Reihe von erfahrenen Zellforschern hat sich neuerdings mehr oder weniger entschieden auf den Boden der Kernsekrettheorie gestellt, so Montgomery, Wilson, A. Fischer, Schneider, Vejdovski, Winiwarter, Heidenhain. Letzterer hat versucht, der Kernsekrettheorie eine chemische Begründung zu geben (1907, S. 196 ff.). Als Gegner der Kernsekrettheorie trat u. a. Jörgensen (Arch. Zellf., Bd. 10, 1913) auf.

als eine Art von Sekret in gelöster oder ungelöster Form aus dem Kernraume entfernt zu werden.

Für die Kernsekrettheorie spricht vor allem die Übereinstimmung, welche die Nucleolen hinsichtlich ihrer Färbbarkeit mit Drüsensekreten zeigen[1]), die starke Entwickelung der Nucleolarsubstanz in Zellen mit besonders intensiver Stoffwechseltätigkeit (dotterreiche Eizellen, Drüsenzellen) und in wachsenden Zellkernen[2]), sowie ihre Abnahme in alternden grünen Blättern[3]).

c) Kern- und extranucleäres Plasma; zelluläre Gliederung. Speziell bei der im folgenden Kapitel zu besprechenden indirekten Kern- und Zellteilung tritt offenbar die Tendenz hervor, die Kernsubstanz möglichst gleichmäßig auf die beiden Tochterzellen zu verteilen, man gewinnt wenigstens den Eindruck, als ob auf die genaue symmetrische Verteilung des Karyoplasmas eine größere Sorgfalt verwendet werde, als auf diejenige des Cytoplasmas. Dieses Verhältnis, auf welches erstmals Roux aufmerksam gemacht hat, führt unmittelbar vor die Frage, welche Bedeutung der so weit verbreiteten Differenzierung der lebenden Substanz in Karyoplasma und extranucleäres Plasma zuzusprechen ist. Die bei verschiedenen Objekten ermittelte Tatsache, daß der Kern innerhalb der Zelle mit Vorliebe die Stellen lebhaftesten Wachstums und intensivsten Stoffumsatzes einnimmt, und andererseits die mangelnde Regenerationsfähigkeit kernloser Protozoenfragmente[4]) weisen darauf hin, daß der Kern ganz allgemein bei der stoffbildenden und formgestaltenden (synthetischen, formativen) Tätigkeit der Zelle eine wichtige Rolle spiele, oder, wie man auch sagen kann, ein organisatorisches Zentrum für diese Lebensfunktionen (nach Loeb das wesentliche Oxydationsorgan der Zelle) darstelle.

Während also nach dieser Auffassung dem Kern wenigstens bezüglich bestimmter Lebensleistungen eine Art von Prinzipat zugeschrieben wird, wird von verschiedenen Seiten[5]) mehr das Wechselverhältnis der beiden Plasmasorten in den Vordergrund gestellt. Es wird stärker betont, daß Kern und extranucleäres Plasma zwei relativ selbständige Komponenten eines Systems bilden, zwischen denen ein stetiger Substanzwechsel, eine fortdauernde Wechselwirkung besteht, wie dies bei zellulär gebauten Organismen insbesondere auch aus den offenbar regelmäßigen Massenverhältnissen zwischen Karyo- und Cytoplasma, aus der Kernplasmarelation

---

[1]) O. vom Rath, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 60, 1895.

[2]) Haecker, 1899, S. 117, und E. Zacharias, Ber. Bot. Ges., Bd. 12, 1894.

[3]) Beobachtet bei Galanthus (Zacharias, Bot. Z. 1885).

[4]) Bezüglich der grundlegenden Untersuchungen einerseits von Haberlandt und Korschelt, andererseits von Nußbaum, Gruber, Hofer und Verworn, sei auf die Lehrbücher (O. Hertwig, Wilson, Haecker) verwiesen.

[5]) Vgl. die Darstellungen bei Verworn u. E. Godlewski, Arch. Entw.-Mech., Bd. 26, 1908.

R. Hertwigs[1]), hervorgeht. Von diesem Standpunkte aus, der natürlich in keinem prinzipiellen Gegensatz zu dem erstgenannten steht, dürfte der letzte Grund für die Differenzierung von Kern und extranucleärem Plasma in der zunehmenden Komplikation des Chemismus der lebenden Substanz und in der Möglichkeit einer räumlichen Trennung gewisser chemischer Prozesse zu suchen sein[2]). Dabei würden natürlich die osmotischen Funktionen der Kernmembran eine besonders wichtige Rolle spielen[3]). Von großem Interesse ist in dieser Hinsicht, daß die Natur auf dem Wege der Plasmadifferenzierung in einem Falle noch einen weiteren Schritt zu tun versucht hat, indem sie bei den Radiolarien vom zweigliedrigen zum dreigliedrigen System mit drei gesonderten Laboratorien (Kern, Zentralkapsel, extrakapsuläre Sarkode) übergegangen ist[4]). Auch die Gliederung der Gregarinen in Kern, Proto- und Deutomerit mag in dieser Weise zu deuten sein.

Durch die räumliche Trennung von Karyoplasma und Cytoplasma wird übrigens nicht bloß ein komplizierter Stoffwechsel ermöglicht, vielmehr läßt sich auch denken, daß dadurch auch ein Teil der lebenden Substanz der direkten Wirkung der äußeren Einflüsse und „den täglichen und stündlichen Zustandsänderungen des Protoplasmas" entzogen wird, also leichter imstande sein wird, seine spezifische molekulare Architektonik[5]) fortzuerhalten. Es wird auf dieses auch vererbungstheoretisch wichtige Moment später zurückzukommen sein.

Während wir uns so einigermaßen eine Vorstellung machen können von der Bedeutung, welche der Sonderung von Kern und extranucleärem Plasma zukommt, ist die Frage nicht so leicht zu beantworten, weshalb sich die höheren Organismen nicht mit dieser Differenzierung begnügen, sondern fast durchweg zur zellulären Organisation übergegangen sind. Die weitgehende morphologische Gliederung der Schlauchalgen (S. 29, Fig. 11), die erstaunliche Spezialisierung, welche die Skelette und manche andere Strukturen bei einzelligen, also nicht zellulär gegliederten Organismen (tripyleen Radiolarien, Peridineen, hypotrichen und peritrichen Infusorien) aufweisen, und die weite Verbreitung von Syncytien[6]), d. h. vielkernigen, zellulär nicht gegliederten Gewebsformen bei höheren Tieren, alle diese bereits in früheren Abschnitten besprochenen Erscheinungen zeigen, daß den Formgestaltungsvorgängen auch bei nichtzellulärem Aufbau ein sehr weiter Spielraum offen steht, und daß also

---

[1]) Vgl. R. Hertwig 1903, 1908 und Boveri 1905, sowie Rh. Erdmann, Quant. Analyse der Zellbestandteile, Erg. An. u. Entw., Bd. 20, 1912, 2. Hälfte.

[2]) Vgl. zu diesem Gegenstand das früher (S. 21) über die Lokalisation der Fermente Gesagte.

[3]) Vgl. auch Loeb 1906, S. 68ff.

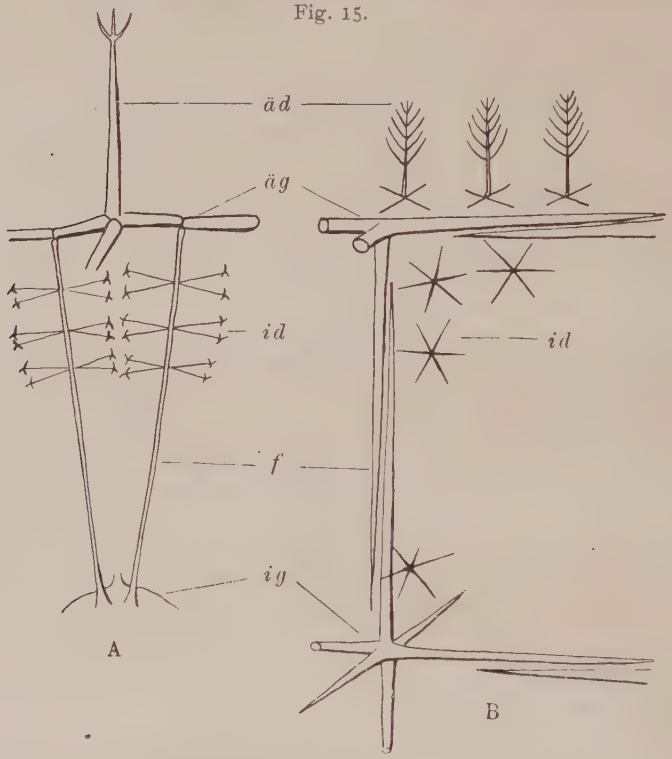
[4]) Vgl. Tiefsee-Radiolarien, S. 689.

[5]) Vgl. Heidenhain 1907, S. 61, 391.

[6]) Zur Terminologie vgl. S. 30, Anm. 3.

wenigstens in dieser Hinsicht die zelluläre Organisation nur relative Vorteile bieten kann. Trotzdem dürfte es aber zweifellos sein, daß nicht nur, wie wir sahen, bei der Differenzierung der lebenden Substanz in Karyoplasma und extranucleäres Protoplasma, sondern auch bei der Entwickelung ihrer zellulären Gliederungen vor allem auch morphogenetische oder konstruktive Momente eine Rolle spielen. So wie in der Baukunst die Anwendung von kontinuierlichen Massen

Fig. 15.



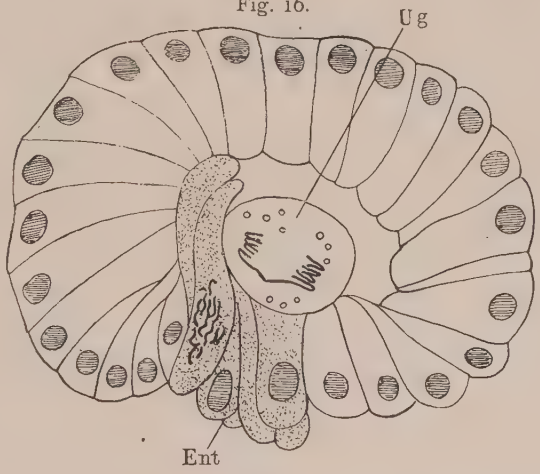
Durchschnitte durch die fachwerkartigen Skelette eines Radiolars, Cannosphaera (A), und eines Kieselschwamms, Hyalonema (B). Letzteres nach F. E. Schulze.

oder von isolierten Stücken (Lehm, Beton — Ziegel, Quader) sowohl von der physikalischen und chemischen Eigenschaft der Materialien als auch von den Zielen und Zwecken der Konstruktion abhängig ist, so muß auch in der organischen Welt beim Übergang vom plasmodialen zum zellulär-gegliederten und weiterhin zum syncytialen Aufbau Material und Konstruktionsziel von Bedeutung sein.

Ein Beispiel dafür, daß auch im Organismus, je nach der Beschaffenheit des Materials, kontinuierliche oder gegliederte Strukturen zur Verwendung kommen, scheinen mir die Glasschwämme

(Hexaktinelliden) und einige hochorganisierte Radiolarien, besonders Cannosphaera, zu liefern (Fig. 15). In beiden Tiergruppen ist das Skelett aus Kieselsubstanz gebildet, und in beiden zeigt es fast die nämliche Fachwerkstruktur: äußere (*äg*) und innere Gurtung (*ig*), Füllungsglieder (*f*), äußere (*äd*) und innere (*id*) Druckfänger[1]). Während aber bei den Glasschwämmen (Fig. 15, B) isolierte Skelettstücke, also gegliederte Strukturen, vorliegen, stehen bei Cannosphaera (Fig. 15, A) die einzelnen Skelettstücke sämtlich untereinander in kontinuierlicher Verbindung. Offenbar hängt dies damit zusammen, daß bei ersteren die zelligen und syncytialen Gewebsmassen eine genügende innere Konsistenz besitzen, so daß für den Zusammenhalt des Organismus ein kontinuierliches Skelett nicht nötig ist, während bei Cannosphaera die plasmatischen Teile des Organismus infolge ihrer eigenen Zartheit und der Einlagerung dünnflüssiger Gallerte nur eine geringe innere Kohäsion besitzen und daher durch ein zusammenhängendes Skelett verbunden sein müssen.

Fig. 16.



Beginn der Gastrulation bei Cyclops.

In ähnlicher Weise, wie in diesem Beispiele die Gliederung bzw. die Kontinuität des Skelettes durch die Konsistenz der lebenden Substanz bedingt ist, so dürfte auch die Ausbildung des plasmodialen, zellulär-gegliederten oder syncytialen Gewebstypus in vielen Fällen von den gröberen physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas und der Plasmaprodukte abhängig sein.

Außer der Qualität des Materials wird aber auch das Konstruktionsziel, d. h. die endgültige Form eines Organismus oder Einzelorgans, darüber zu bestimmen haben, ob im Entwickelungsverlauf zelluläre oder nichtzelluläre Gewebsformen zur Verwendung kommen. Wenn wir z. B. sehen, daß die Wandung einer typisch gebauten Blastula und die embryonalen Keimblätter (Fig. 16) einen ausgesprochen zellulären Charakter aufweisen, so dürfte dies darin seinen Zweck haben, daß die Keimblätter eine Reihe von Falten- und Gewölbebildungen auszuführen haben, und daß dabei vielleicht isolierte, gegeneinander verschiebbare Formelelemente, die auf Grund

[1]) Näheres in den „Tiefsee-Radiolarien", S. 488 ff.

ihrer Plastizität je nach ihrer Lage die Gestalt von Kugeln oder Ellipsen, von Prismen oder Keilen annehmen können, größere Vorteile gewähren, als kontinuierliche plasmodiale oder syncytiale Gewebsmassen.

Die zelluläre Gliederung kommt aber wahrscheinlich nicht bloß den Bedürfnissen der Formgestaltung, sondern auch den physiologisch-chemischen Prozessen entgegen. So wie innerhalb der einzelnen Zelle die Differenzierung in Karyo- und Cytoplasma die räumliche Trennung und damit den ungestörten Ablauf bestimmter chemischer Umsetzungen begünstigt, so wird durch die zelluläre Gliederung der Gewebe die Möglichkeit geschaffen, daß in demselben Organ oder Gewebe nebeneinander sehr verschiedenartige Prozesse selbständig verlaufen, oder aber, daß an den einzelnen Stellen des Gewebes derselbe Prozeß sich in verschiedenen Phasen befindet. Für die Sinnesepithelien dürfte wohl das erstere, für die Drüsenepithelien das letztere Moment in Betracht kommen. Ihren Höhepunkt erreicht diese Entwickelung in der Ausbildung frei beweglicher Elemente, der Wanderzellen.

An Stelle des zellulären Aufbaues kann dann der ungegliedert-syncytiale treten, wenn die Funktion des Gewebes eine mehr einheitliche ist und die Stoff- und Energieumsetzungen sich in allen Teilen des Gewebes im gleichen Rhythmus abspielen. Dies trifft für den Herzmuskel des Menschen zu, der wahrscheinlich für die ganze Dauer des Lebens ein einziges Syncytium darstellt.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 4.

a) Zellenlehre.

De Bary, H. A., Botanische Zeitung 1879.
Driesch, H., Die Physiologie der tierischen Form. Erg. Phys., 5. Jahrg., 1906.
Flemming, W., Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882.
Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig 1904.
Haecker, V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.
Heidenhain, M., Plasma und Zelle. I. Jena 1907.
Hertwig, O., 1912, s. Kap. 3, S. 27.
Kraus, F., Allg. und spez. Pathologie der Person. Leipzig 1919.
Meyer, A., Morph. und physiol. Analyse der Zelle. 1. Teil. Jena 1920.
Rauber, A., Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. Morph. Jahrb., Bd. 8, 1883.
Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.
—, Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen. Flora 1895, Ergänzungsband.
Schenck, F., Physiologische Charakteristik der Zelle. Würzburg 1899.
Schleiden, M. J., Beiträge zur Phytogenesis. Müllers Arch. 1838.
Schwann, Th., Mikroskop. Unters. ü. d. Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin 1839.
Whitman, C. O., The inadequacy of the cell theory of development. Wood's Holl Biol. Sect. 1895.
Wilson, G. B., The Cell in Development and Inheritance. 2. ed. New-York and London (Mac Millan) 1900.

b) Zellkerne.

Albrecht, E., Physikal. Fragen der Zellpathologie. I u. II. Erg. Pathol., Jahrg. 6 (1899) u. Jahrg. 7 (1900).
Brüel, L., Zelle und Zellteilung. Handwörterb. Naturw., Bd. 10, 1914.
Groß, Rich., Beobachtungen und Versuche an lebenden Zellkernen. Arch. Zellf., Bd. 14, 1916.
Gurwitsch, A., Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.
Haecker, V., 1899, s. Kap. 3, S. 27.
—, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. Zool., Bd. 1, 1907.
Hegner, R. W., Studies on Germ Cells. J. Morph., Bd. 25, 1914.
Heidenhain, M., Plasma und Zelle. Jena 1907.
Rhumbler, L., 1914, s. Kap. 3, S. 27.
Tellyesnitzky, K., Arch. mikr. Anat., Bd. 60 u. 66, 1902 u. 1905.
Zacharias, E., 1909, s. Kap. 3, S. 27.

c) Kern- und extranucleäres Plasma; zelluläre Gliederung.

Boveri, Th., Zellen-Studien. Heft 5. Jena 1905.
Godlewski, E., Plasma u. Kernsubstanz in d. norm. u. der durch äußere Fakt. veränd. Entw. der Echiniden. Arch. Entw.-Mech., Bd. 26, 1908.
Gruber, A., Über künstl. Teilung der Infusorien. Biol. Centralbl., Bd. 4 u. 5, 1885.
Haberlandt, G., Über die Beziehungen zw. Funktion u. Lage d. Zellkernes b. d. Pflanzen. Jena 1887.
Haecker, V., 1899, s. Kap. 3, S. 27.
Heidenhain, M., Plasma und Zelle. Jena 1907.
Hertwig, O., s. Kap. 3, S. 27.
—, R., Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. München 1903.
—, —, Über die Korrelation von Zell- und Kerngröße usw. Biol. Centralbl., Bd. 23, 1903.
—, —, Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. Zellf., Bd. 1, 1908.
Hofer, B., Exper. Unters. über d. Einfluß des Kernes auf d. Protoplasma. Jen. Zeitschr., Bd. 24, 1889.
Korschelt, E., Beiträge zur Morph. und Phys. des Zellkernes. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 4, 1891.
Loeb, J., Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
Nußbaum, M., Über spontane und künstliche Zellteilung. Sitzber. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. Bonn 1884.
Verworn, M., Biologische Protistenstudien. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 46, 1888.
—, Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.
Wilson, E. B., s. unter a).

Fünftes Kapitel.

Kern- und Zellteilung.

Weniger Einhelligkeit als bezüglich der Nucleolen besteht bezüglich des gegenseitigen Verhältnisses von Chromatin und achromatischen Kernbestandteilen, sowie darüber, inwieweit diese Substanzen an dem Aufbau der beim gewöhnlichen Kernteilungsmodus hervortretenden Chromosomen oder Chromatinschleifen beteiligt sind.

Nach der am meisten verbreiteten, im wesentlichen auf Flemming zurückzuführenden Ansicht spielt sich dieser Prozeß, die indirekte Kernteilung, Mitose oder Karyokinese[1]), in folgender Weise ab. In den frühen Stadien der Teilung, den Prophasen, schließen sich die Chromatinkörnchen des ruhenden Kernes mit Linin bestandteilen des Kerngerüstes zur Bildung der stäbchen- oder schleifenförmigen Chromosomen zusammen, und zwar in der Weise, daß die Chromatinkörnchen eine mehr gleichmäßige Verteilung im Kerngerüst (Fig. 17, A. 1) aufgeben und sich, unter gleichzeitiger Vermehrung, längs bestimmter Fadenzüge des Gerüstwerks zusammenordnen, während die von ihnen freigegebenen Teile des Maschenwerks aufgelöst werden (Fig. 17, A. 2). Es kann entweder zunächst ein zusammenhängender, knäuelig aufgewundener Faden (Knäuel, Spirem) entstanden sein, der sich erst nachträglich durch Querteilung (Segmentierung) in schleifenähnliche Abschnitte, die Chromosomen, Kern- oder Chromatinschleifen, gliedert, oder es können letztere von vornherein als selbständige Gebilde auftreten. Die Chromosomen erfahren eine zunehmende Verdichtung, und wenigstens in einigen Fällen erscheint ihre Chromatinsubstanz in Form von farbbaren Scheiben (Chromomeren) oder kleinen Körnchen (Chromiolen), welche gehäuften- oder perlschnurartig angeordnet und durch eine Linin unterlage zusammengehalten sind[2]) (Fig. 18, a).

Früher oder später erfolgt eine Längsspaltung der Chromosomen (Fig. 17, 3). Nachdem sich dann die Chromosomen nach Auflösung der Kernmembran in die Äquatorebene der achromatischen Teilungsfigur (s. unten) eingestellt haben (Äquatorialplatte, Aster-

[1]) κάρυον Faden; κάρυον Kern; κινεῖν bewegen.
[2]) Vgl. auch Heidenhain 1907, S. 165.

stadium, Fig. 17, 3), erfolgt in den mittleren Stadien der Teilung, den **Metaphasen**, ihre vollständige Durchteilung in zwei Spalthälften (Fig. 17, 4), wobei sich jedes der vorhin genannten sichtbaren Teilchen (Chromomeren, Chromiolen) für sich spalten soll.

In den **Anaphasen** findet die dizentrische Wanderung der Tochterchromosomen statt, indem sich von jedem Chromosom die eine Hälfte dem einen, die andere dem anderen Pole der Teilungsfigur nähert (Dyasterstadium).

Für die Endstadien der Teilung, die **Telophasen** (Fig. 17, A, 5), wird gewöhnlich angenommen, daß die an die gegenüberliegenden

Fig. 17.

Indirekte Kernteilung, schematisiert. A nach der Chromatinerhaltungs-, B nach der Achromatinerhaltungshypothese.

Pole der Teilungsfigur gelangten Tochterchromosomen nach Art der Amöben Fortsätze ausstrecken und auf diese Weise miteinander in Verbindung treten. So kommt wieder ein Kerngerüst zustande, über welches sich die Chromatinkörnchen in mehr gleichmäßiger Weise verteilen, und da nun auch Kernmembran und Kernkörper wieder erscheinen, so werden alle in den Prophasen sich abspielenden Prozesse gewissermaßen in umgekehrter Reihenfolge wiederholt.

In dieser Darstellung kommt die Anschauung zum Ausdruck, daß die Chromatinkörnchen des ruhenden Kernes stofflich identisch sind mit den die Färbbarkeit der Chromosomen bewirkenden Substanzen, speziell mit den Chromomeren und Chromiolen, und daß sie gleichzeitig die biologisch wichtigste

Substanz bilden, während den chromatinfreien Linin-(Achromatin-) Teilen des Kerngerüstes, der Lininunterlage der Chromosomen und dem „Kernsaft" des ruhenden Kernes nur eine sekundäre Rolle zufällt.

Im Gegensatz zu dieser älteren Auffassung (Chromatinerhaltungshypothese) geht eine andere Annahme (Achromatinerhaltungshypothese oder kurz Achromatinhypothese)[1]) unter anderem von der Tatsache aus, daß in vielen ruhenden Kernen außer den Nucleolen überhaupt keinerlei färbbare Substanz wahrzunehmen ist, und verlegt den Schwerpunkt von der färbungsanalytisch und mikrochemisch nicht immer scharf faßbaren Chromatinsubstanz auf das alveolär strukturierte Grundplasma des Kernes (Fig. 17, B, 1), welches nach obigem im ganzen den Kernsaft und das Kerngerüst, also die Linin- oder Achromatinsubstanzen der früheren Autoren in sich begreift. Die Chromosomen entstehen danach nicht durch Vermehrung und Zusammenscharung der Chromatinkörnchen, sondern als lokale, stark färbbare (vorwiegend basophile) Verdichtungen des alveolären Karyoplasmas selber (Fig. 17, B, 2). Diese Differenzierungen treten zunächst entweder als längere, körnige Fäden oder als korkzieherartige Spiralen hervor, aus denen dann die definitiven schleifen- oder stäbchenförmigen Chromosomen gewöhnlich auf Grund einer allmählichen Verkürzung und weiteren Kondensierung ihre Entstehung nehmen. Welchen Anteil die Chromatinkörnchen des ruhenden Kernes am Aufbau der Chromosomen haben, ob sie als körnige Chromiolen oder in Form einer imbibierenden Flüssigkeit in die Grundstruktur der Chromosomen eingehen und deren starke Färbbarkeit bewirken, oder ob sie, ähnlich den Nucleolen, nur Stoffwechselprodukte sind, welche während der Chromosomenbildung besonders reichlich zur Entwickelung kommen, oder ob sie gar nur künstliche Fällungen darstellen, läßt die Achromatinhypothese vorläufig unentschieden. Die Möglichkeit ist mindestens vorhanden, daß die starke Tingierbarkeit der fertigen Chromosomen überhaupt nicht mit dem Chromatin im Zusammenhang steht, sondern dem eigenen dicht-alveolären Gefüge zu verdanken ist.

Die fertigen Chromosomen besitzen also nach der Achromatinhypothese im ganzen eine gleichmäßige, sehr dicht-alveolisierte Struktur und lassen außer dem früher oder später hervortretenden Längsspalt in der Regel keine weitere Organisation erkennen. In gewissen Fällen macht sich allerdings schon in den

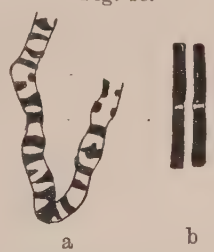
[1]) Haecker, Jen. Zeitschr., Bd. 37, 1902, S. 386 [90]; Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1904, S. 218—231, 1907; Grégoire u. Wygaerts 1903; J. Maréchal, Anat. Anz., Bd. 25, 1904, S. 394; Vl. Ruzička, 1909, S. 18; E. Reuter, Acta Soc. scient. Fennicae, T. 37, Helsingf. 1909, S. 33; M. Jörgensen, Arch. Zellf., Bd. 4, 1910, S. 215; F. Wassermann, Arch. mikr. Anat., Bd. 83 [II], 1913, S. 128. In mancher Hinsicht nehmen auch Boveri, Anat. Anz., Bd. 19, 1901, S. 171; 1904, S. 2; Della Valle 1912, S. 76, einen ähnlichen Standpunkt ein, ebenso Held, Arch. mikr. Anat., Bd. 89, II. Abt., 1917, S. 209. Über die Alveolisierung der Chromosomen in der Telophase und den umgekehrten prophasischen Prozeß vgl. auch Th. Stomps, Biol. Centralbl., Bd. 31, 1911, S. 290.

Prophasen eine gröbere Alveolisierung der Chromosomen, also eine Auflockerung ihres Gefüges bemerklich, und es können dann Bilder zustande kommen, welche eine Gliederung in scheibenförmige „Chromomeren" vortäuschen (Fig. 18, a)[1]. Seltener ist eine durch helle Querkerben hervorgerufene wirkliche Segmentierung wahrzunehmen, so z. B. bei den „bivalenten" Chromosomen der Kopepoden (Fig. 18, b).

Die Rekonstitution der Tochterkerne findet nach der Achromatinhypothese in der Weise statt, daß sich die Tochterchromosomen unter Alveolisierung und Aufquellung zu wurst- oder bläschenförmigen Teilkernen, den Karyomeren Fols (Idiomeren), umbilden, welche wenigstens in einigen Fällen direkt miteinander zum ruhenden Kern verschmelzen (Fig. 17, B, 5; Fig. 19)[2].

Bei der indirekten Kernteilung treten auch im Cytoplasma Umbildungen und Neubildungen hervor, die in ihrer Gesamtheit auch als Teilungsapparat oder als achromatische Figur bezeichnet werden. In den als typisch betrachteten Fällen ist noch während der Prophasen in der Nachbarschaft des Kernes ein meist als selbständiges („autonomes") Zell-Organellum angesehener, rundlicher, tief tingierbarer Körper, das Centrosoma (Zentralkörper, Cytocentrum), wahrzunehmen[3], in welchem vielfach noch ein dunkel färbbares Zentralkörnchen, das Centriol, zu beobachten ist (Fig. 20, A). Das Centrosoma dokumentiert seine zunehmende Aktivität darin, daß das ihn zunächst umgebende Cytoplasma, offenbar unter dem Einfluß einer vom Centrosoma ausgehenden chemischen oder dynamischen Wirkung, besondere Differenzierungen zeigt, entweder in Form einer sonnenartigen, scheinbar aus strahlig angeordneten Protoplasmafäden oder -fibrillen zusammengesetzten Figur, der Polstrahlung (Fig. 20, A), oder mehr in Gestalt einer rundlichen, dichteren Plasmaanhäufung, der Sphäre (Attraktionssphäre, Archoplasma), an welche sich nach außen Strahlen ansetzen können (Fig. 20, B, C). Ebenfalls noch in den Prophasen findet eine Zweiteilung des Centrosomas und der dasselbe umgebenden Plasmadifferenzierung statt (Fig. 20, B), bei manchen tierischen Eiern kann diese Verdoppelung sogar schon am Schluß der vorangehenden Teilung sichtbar sein (Fig. 19). Während dann die Tochtercentrosomen, je von einer eigenen Polstrahlung oder Sphäre umgeben, weiter auseinanderrücken (Fig. 20, B), nimmt auch

Fig. 18.



a. Chromosom aus den Pollenmutterzellen von Lilium. Nach Allen. b. Quergekerbtes Doppelstäbchen eines Kopepoden.

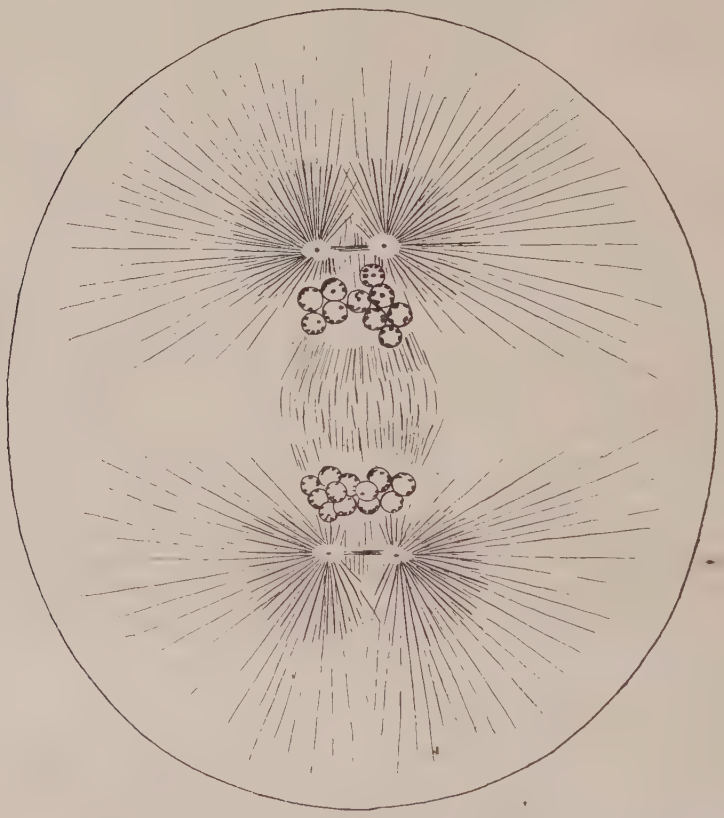
[1]) Vgl. Haecker 1907, S. 35.

[2]) Abnorm hohe Temperatur (30 bis 35°) bewirkt bei Cyclops längeres Selbständigbleiben der Karyomeren (A. Tobias, Arch. mikr. Anat., Bd. 84, 1914).

[3]) Am lebenden Objekt bei Ascaris (Boveri 1901, S. 3) und besonders bei Mesostomum (E. Breßlau, Zool. Anz., Bd. 35, 1901, S. 141).

das zwischen ihnen gelegene Cytoplasma und mit zunehmender Auflösung der Kernmembran ein Teil des Kernplasmas eine fibrilläre Struktur an, so daß eine spindelförmige, längsgestreifte, die Centrosomen verbindende Figur, die Zentralspindel, entsteht (Fig. 20, B—C). Nach völliger Auflösung der Kernmembran, also zu Beginn der Metaphasen, stellen sich dann die Centrosomen zu beiden Seiten

Fig. 19.



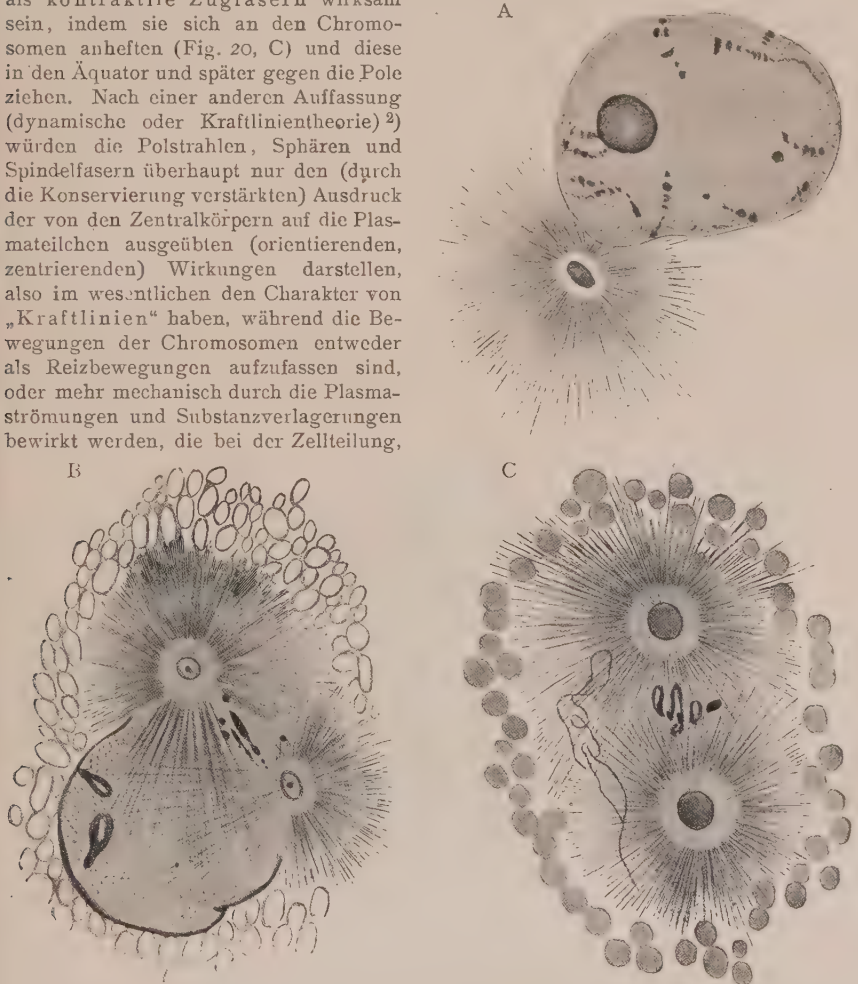
Karyomerenbildung bei der Furchung des Seeigeleies. Nach Boveri.

des ursprünglichen Kernraumes auf (Fig. 20, C), die Polstrahlungen bzw. Sphären haben sich bedeutend vergrößert, und die durch Wachstum der Zentralspindel entstandene endgültige Spindel hat einen großen Teil des früheren Kernraumes eingenommen. Innerhalb dieser Spindel, und zwar in der die Mitte der Spindelachse senkrecht durchschneidenden „Äquatorebene", ordnen sich dann die längsgespaltenen Chromosomen in Form einer stern- oder plattenförmigen Gruppe (Aster, Äquatorialplatte) an (Fig. 20, C), worauf im Dyasterstadium die

Tochterchromosomen längs der Spindelfasern in der Richtung auf die beiden Centrosomen auseinanderrücken.

Nach einer älteren Annahme (Muskelfadentheorie)[1]) würden sowohl bei der Einordnung der Chromosomen in den Äquator, als auch bei der dizentrischen Wanderung die „Polstrahlen" und „Spindelfasern" als kontraktile Zugfasern wirksam sein, indem sie sich an den Chromosomen anheften (Fig. 20, C) und diese in den Äquator und später gegen die Pole ziehen. Nach einer anderen Auffassung (dynamische oder Kraftlinientheorie)[2]) würden die Polstrahlen, Sphären und Spindelfasern überhaupt nur den (durch die Konservierung verstärkten) Ausdruck der von den Zentralkörpern auf die Plasmateilchen ausgeübten (orientierenden, zentrierenden) Wirkungen darstellen, also im wesentlichen den Charakter von „Kraftlinien" haben, während die Bewegungen der Chromosomen entweder als Reizbewegungen aufzufassen sind, oder mehr mechanisch durch die Plasmaströmungen und Substanzverlagerungen bewirkt werden, die bei der Zellteilung,

Fig. 20.



Entstehung der achromatischen Teilungsfigur in der unreifen Eizelle eines Plattwurms (Thysanozoon). Nach van der Stricht.

A Neben dem Kern das noch ungeteilte Centrosoma mit Centriol; die Polstrahlung durch einen „hellen Hof" (Schrumpfungsprodukt) abgetrennt. B Bildung der Spindel; die Kernmembran löst sich auf. C Fertige Spindelfigur, links von ihr das in das Ei eingedrungene fadenförmige Spermatozoon.

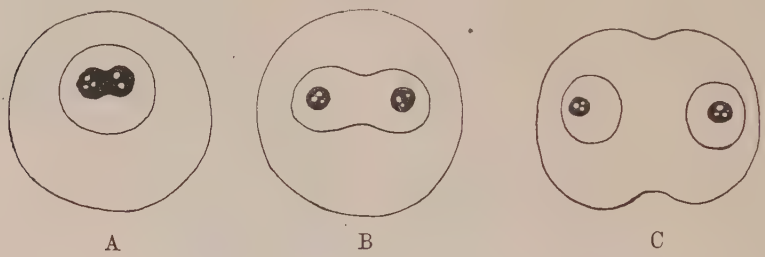
also bei der Umwandlung eines einpoligen in einen zweipoligen Gleichgewichtszustand, vor sich gehen.

[1]) Vgl. besonders van Beneden u. Neyt 1887 und Boveri 1888.
[2]) Vgl. Haecker 1899, S. 73; Gurwitsch 1904.

In den Telophasen, nach erfolgter dizentrischer Wanderung, werden die Zentralkörper kleiner und im Zusammenhang mit ihrer verminderten Aktivität nehmen auch die Polstrahlungen, Sphären und Spindelfasern an Ausdehnung und Deutlichkeit ab, um schließlich gewöhnlich ganz zu verschwinden.

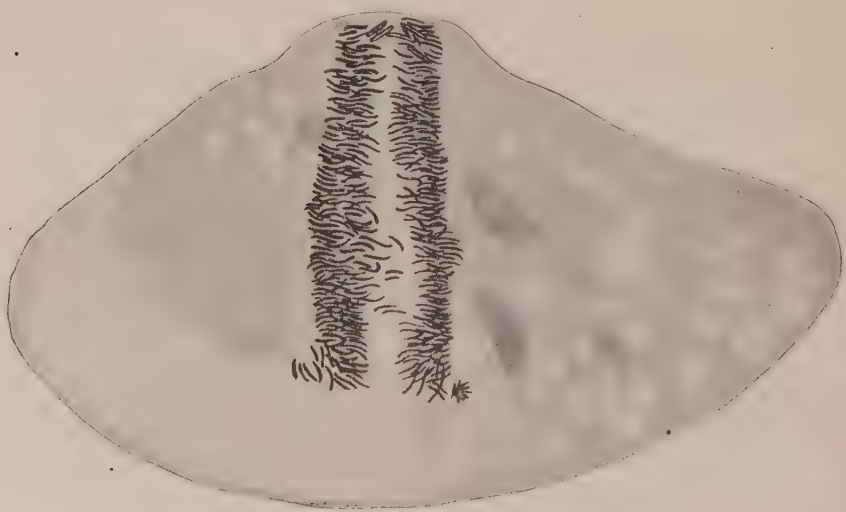
Da, wie wir sehen werden, in einigen Vererbungstheorien die Chromosomen eine große Rolle spielen, so ist derjenige Kern-

Fig. 21.



Remaksches Schema der direkten Kernteilung.

Fig. 22.



Kernteilungsfigur eines Radiolars (Castanidium).

und Zellteilungsmodus, bei welchem es nicht zur Bildung von Chromosomen kommt, sondern eine einfache Durchschnürung oder Fragmentierung des Kernes erfolgt, die sogenannte direkte Teilung oder Amitose, von besonderem Interesse. Bis zur Entdeckung der Karyokinese, also bis in die 70er Jahre des letzten Jahrhunderts, galt die nach dem Remakschen Schema (sukzessive Durchschnürung von Kernkörper, Kern und Zelleib, Fig. 21, A—C)

verlaufende direkte Zellteilung als die am weitesten verbreitete Form der Zellvermehrung. Später brach dann die Auffassung durch, daß die direkte Teilung bei den Vielzelligen hauptsächlich nur in hochspezialisierten Zellen auftrete und dann einen Vorgang darstelle, der nicht mehr zur physiologischen Vermehrung der Zellen führe, sondern entweder eine Entartung anzeige, oder vielleicht in manchen Fällen durch Vergrößerung der Kernoberfläche den zellulären Stoffwechsel befördere [1]). Auch aus dem Gebiete der Einzelligen, wo man zunächst noch die direkte Kernteilung als den normalen Teilungsprozeß ansah,

Fig. 23.

Fig. 24.

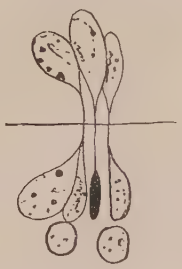


Fig. 25.

Fig. 23. Mitose bei Paramaecium. Nach Calkins und Cull. Fig. 24. Pseudoamitose im ätherisierten Cyclopsei. Fig. 25. Bildung doppelkerniger Zellen (junge Tapetenzellen eines Mirabilis-Bastards). Nach Tischler.

wurden immer mehr Fälle bekannt, in welchen es zur Bildung wirklicher Chromosomen kommt, die nach Entstehung, Aussehen und Schicksal durchaus mit den Chromosomen der vielzelligen übereinstimmen. Besonders schöne Beispiele bilden die tripyleen Radiolarien mit ihren 1200 bis 1600 ladenförmigen Chromosomen (Fig. 22) [2]), die Myxosporidien und Peridineen [3]).

Immer wieder treten von Zeit zu Zeit Beobachter auf, welche sogar innerhalb des Entwickelungskreises der Geschlechtszellen das

[1]) Flemming, H. E. Ziegler, vom Rath u. a. Vgl. auch Hegner 1914 (s. Kap. 4, S. 39), S. 424.

[2]) Vgl. A. Borgert, Zool. Jb., An., Bd. 14, 1900; Arch. Prot., Bd. 14, 1909; Haecker, Tiefs.-Rad., Taf. 41.

[3]) Vgl. O. Schröder, Arch. Prot., Bd. 9, 1907; A. Borgert, Arch. Prot., Bd. 20, 1910.

regelmäßige Vorkommen amitotischer Teilungen nachweisen zu können glauben[1]). Es ist indessen hervorzuheben, daß besonders am konservierten Material das Bild eines amitotischen Prozesses auf verschiedene Weise vorgetäuscht werden kann. So kann es vorkommen, daß in den Telophasen einer indirekten Teilung die Karyomeren (Fig. 19) nicht vollkommen zu abgerundeten Tochterkernen verschmelzen, sondern zwei- oder mehrlappige Kerne bilden, also Formen, die mit Stadien einer amitotischen Teilung verwechselt werden können.

Letzteres gilt auch für die sanduhrförmigen Bilder, die in den Telophasen mancher Mitosen auftreten. Hierher gehören die Kernteilungen der Infusorien (Fig. 23), bei welchen die auseinanderrückenden Tochterkerne durch die fortbestehende schlauchförmig ausgezogene Kernmembran längere Zeit miteinander verbunden bleiben, sowie die „Pseudoamitosen", die man bei Einwirkung von Äther auf Kopepodeneier erhält, und bei welchen die auseinanderrückenden Tochterchromosomen noch während ihrer Umbildung zu Karyomeren miteinander durch Verbindungsstränge im Zusammenhang bleiben (Fig. 24).

Zweikernige, also scheinbar amitotisch sich vermehrende Zellen können dadurch zustande kommen, daß innerhalb einer Zelle eine mitotische Teilung des Kernes stattfindet, die Durchschnürung des Zelleibes dagegen ausbleibt, ein Verhalten, das z. B. für die Tapetenzellen der Antheren angegeben wird (Fig. 25)[2]).

Es sind also so viele Möglichkeiten für das Zustandekommen von amitosenähnlichen Bildern auf mitotischem Wege vorhanden, daß stets eine gewisse Reserve gegenüber den Angaben über das Auftreten von Amitosen, namentlich in generativen Zellen, geboten erscheint.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 5.

Beneden, E. van, Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. Arch. Biol., Vol. 4, 1883.

— et Neyt, A., Nouv. rech. sur la fécondation et la division mitosique chez l'Asc. meg. Bull. Ac. R. Belg. (Ser. 3), Vol. 14, 1887.

Boveri, Th., Zellen-Studien. II, III, IV. Jen. Zeitschr., Bd. 22, 24, 35, 1888, 1890, 1901.

—, Ein. über die Konstit. der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904.

—, Zellen-Studien. Heft 5 und 6. Jena 1905, 1907.

Child, C. M., Studies on the Relation between Amitosis and Mitosis. I—V. Biol. Bull., Vol. 12 u. 13, 1907.

---

[1]) Vgl. Child 1907 und die Kritik seiner Angaben bei Boveri 1907 und A. Richards, Biol. Bull., Vol. 20, 1911; sowie E. Knoche, Zool. Anz., Bd. 35, 1910, und Katharine Foot u. E. C. Strobell, Arch. Zellf., Bd. 7, 1911.

[2]) Vgl. G. Tischler, Arch. Zellf., Bd. 1, 1908; Jörgensen, ebenda, Bd. 2, 1908; Heidenhain 1907, S. 273.

Della Valle, P., La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. Archivio Zool. Ital., Vol. 6, 1912 (vgl. Zeitschr. f. Chem. u. Industrie d. Kolloide, Bd. 12, 1913).
Driesch, H., Die Physiologie der tierischen Form. Erg. Phys., 5. Jahrg., 1906.
Fischer, A., siehe Kap. 3, S. 27.
Flemming, W., Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. mikr. Anat., Bd. 16, 1879; III. Teil: Bd. 20, 1882.
—, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882.
—, Über Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über die Attraktionssphäre. Arch. mikr. Anat., Bd. 37, 1891.
—, Ref. „Zelle" in Erg. An. u. Entw., Bd. 2, 1892.
Grégoire, V. et Wygaerts, A., La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. Cellule, Vol. 21, 1903.
Gurwitsch, A., Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.
Haecker, V., Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.
—, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 1, 1907.
Lundegärdh, H., Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Arch. Zellf., Bd. 9, 1902.
Montgomery, Th. H., A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Trans. Amer. Phil. Soc. Vol. 20, 1901.
Roux, W., Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883.
Ružička, Vl., Über Erbsubstanz und Vererbungsmechanik. Sammelref. Zeitschr. allg. Phys., Bd. 10, 1909.
Tellyesnitzky, K., Arch. mikr. Anat., Bd. 60 u. 66, 1902 u. 1905.
Van der Stricht, O., La formation des deux globules polaires etc. dans l'oeuf de Thysanozoon Brocchi. Arch. Biol., T. 15, 1897.
Vejdovski, F., Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag 1907.
Vom Rath, O., Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zool. Anz. 1891.
Winiwarter, H. von, u. Sainmont, G., Nouvelles recherches sur l'ovogénèse etc. Arch. Biol., T. 24, 1908.
Zacharias, E., 1909, siehe Kap. 3, S. 27.
Ziegler, H. E., Die biolog. Bed. der amitotischen Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl., Bd. 9, 1891.
— u. Vom Rath, O., Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Ebenda, Bd. 9, 1891.

BOSTON MEDICAL
DEC 29 1921
LIBRARY

Sechstes Kapitel.

Fortpflanzung und Vererbung. Geschichte der Fortpflanzungszellen der Vielzelligen.

Es ist oben (S. 29) gezeigt worden, daß auch die Zellenlehre als „Zellenstaattheorie“ im Begriff ist, ihre ursprüngliche, mehr schematische Fassung aufzugeben und sich in freier Weise weiter zu entwickeln. Insbesondere sind bei dieser Umwandlung, wie wir gesehen haben, unsere Anschauungen auf dem Gebiete der Formbildungslehre stark beteiligt. Nun beruht aber die Vererbung, d. h. nach unserer vorläufigen Definition (S. 1) die Erscheinung der Übereinstimmung zwischen Kindern und Eltern und das Zustandekommen dieser Erscheinung, zum großen Teil auf der Übereinstimmung der Formbildungsprozesse, und so ist es klar, daß auch die morphobiologische Begründung der Vererbungslehre von jener Weiterentwickelung vielfach berührt wird.

Auch die wichtigste Grundwissenschaft der Vererbungstheorie, die Fortpflanzungslehre und speziell die Lehre von den Keimen und ihrer Erzeugung, steht in engstem Zusammenhang mit der Zellforschung[1]) und hat Hand in Hand mit dieser in den letzten Jahrzehnten einen außerordentlichen Aufschwung genommen.

Daß die Vorgänge der Fortpflanzung oder Vermehrung eine Voraussetzung der Vererbung bilden, ist ohne weiteres klar, aber die Zusammenhänge gestalten sich sehr verschieden, je nach der besonderen Fortpflanzungsweise. Man unterscheidet jetzt bei den zellulär gebauten Organismen zwei Hauptmodi der Fortpflanzung: die Fortpflanzung durch Einzelzellen (cytogene Vermehrung, Cytogonie)[2]) und die vegetative Vermehrung durch ganze Zellkomplexe.

Zu ersterer gehören die ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Einzelligen (Schizogonie, Agamogonie bzw. Sporogonie, Gamogonie); die einelterlich-cytogene Vermehrung der Vielzelligen (primäre Monocytogonie, besonders die Sporogonie der Farne, Moose usw.); die geschlechtliche Vermehrung der Vielzelligen (Amphigonie); die von dieser sekundär durch Unterdrückung des

[1]) Der Charakter der Samenfäden und Eier als hochspezialisierter Zellen ist zuerst von Kölliker (1841) und Lavalette St. George (1865—1866) erkannt worden.

[2]) Hartmann 1903, S. 6.

Befruchtungsvorganges abgeleiteten Fortpflanzungsweisen (sekundäre Monocytogonie: Parthenogenesis und Pädogenesis). Zur vegetativen Vermehrung gehören die Fortpflanzung durch Brutkörper, Brutknospen und Ausläufer, streng genommen überhaupt alle Sprossungsvorgänge der höheren Pflanzen, sowie die Querteilung, Längsteilung, Knospung, Dauer- und Brutknospenbildung bei vielzelligen Tieren.

Der geschlechtlichen, sexuellen, zweielterlichen, amphigonen Vermehrung oder Amphigonie der Ein- und Vielzelligen werden vielfach sämtliche andere Formen als ungeschlechtliche, asexuelle, einelterliche, monogone Vermehrung oder Monogonie gegenübergestellt.

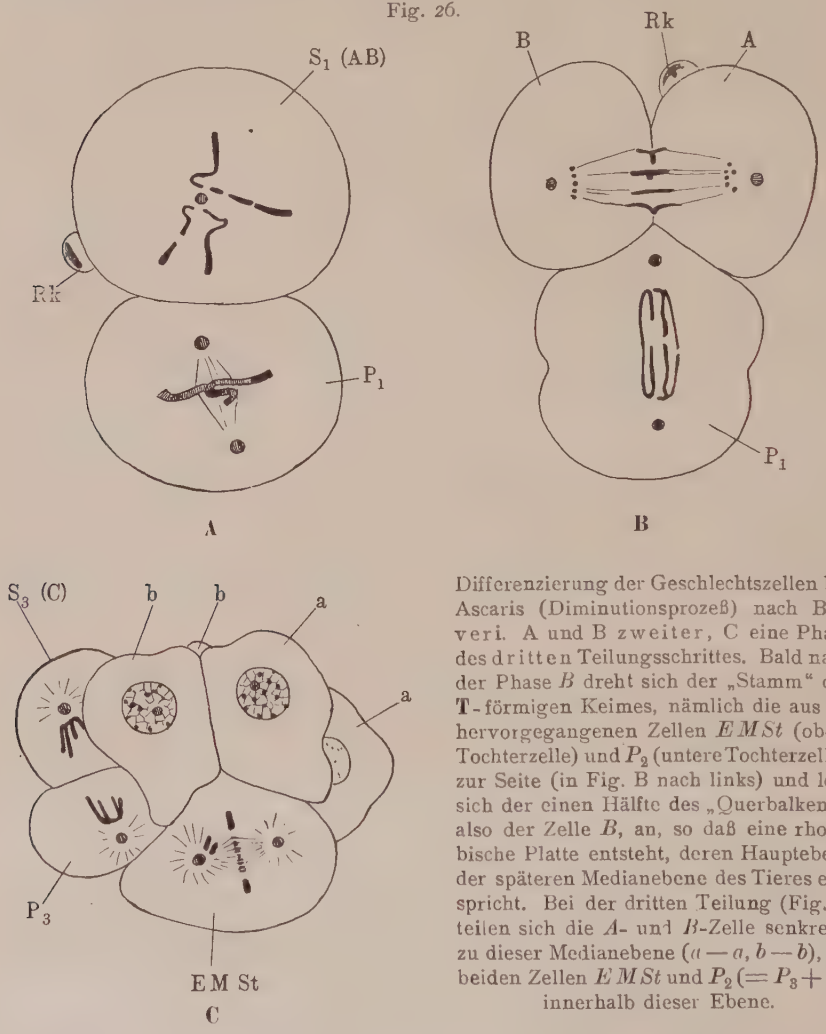
Da die Vererbungstheorie auf zoologischem Gebiete hauptsächlich auf die höheren Tiere, welche sich ausschließlich geschlechtlich vermehren, Bezug nimmt, so stehen natürlich die geschlechtliche Fortpflanzung und ihre Ausgangselemente, nämlich die reifen Fortpflanzungselemente (Eier und Samenfäden), sowie das Produkt ihrer Vereinigung, das befruchtete Ei, im Vordergrund des Interesses. Doch sind gerade die von der Vererbungstheorie, hauptsächlich von den Schriften Weismanns ausgegangenen Anregungen die Ursache gewesen, daß sich die Zellenforschung seit über 30 Jahren mit der größten Energie auch auf die Geschichte der Fortpflanzungselemente, also auf die Aszendenz der Geschlechtszellen, geworfen hat, und daß zunächt die sogenannte Reifungsperiode und die ihr unmittelbar vorangehenden Teilungen, dann aber auch diejenige Periode der Embryonalentwickelung, in welcher die Vorfahrenzellen der Fortpflanzungsprodukte sich von den übrigen Embryonalzellen absondern und die erste Anlage der Geschlechtsdrüsen zustande kommt, an den verschiedensten Objekten in Angriff genommen wurden.

Bei einer Reihe von vielzelligen Tieren läßt sich die Geschichte der Keimzellen oder Geschlechtszellen, wie man ganz allgemein die generativen, im Dienste der Fortpflanzung stehenden Zellen und ihre Aszendenz im Gegensatz zu den im Dienste vegetativer und animaler Lebensfunktionen stehenden somatischen, Soma-, Körper- oder Gewebszellen zu nennen pflegt, von den ersten Stadien der Embryonalentwickelung an verfolgen. Zuerst ist für einige Dipteren gezeigt worden, daß sich schon in den allerersten Stadien der Eientwickelung (bei Chironomus schon im 4-Zellenstadium) einige Zellen (Polzellen) von dem übrigen Zellmaterial absondern und später den generativen Elementen den Ursprung geben[1]). Vollkommen sichere Beobachtungen liegen auch für den Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala) und für die Kopepoden vor. Bei beiden läßt sich die ganze Zellenfolge, welche vom befruchteten Ei zu der ersten Anlage der Geschlechtsdrüsen oder Gonaden führt, also die Reihe der sogenannten Stammzellen oder die erste (differentielle, somato-germinative)

[1]) Nach Untersuchungen von Weismann, Metschnikoff, M. Hasper 1911 und anderen. Bezüglich der gesamten, auf die Keimzellendifferenzierung bezüglichen Literatur vgl. auch Korschelt u. Heider 1902—1909, S. 368; Waldeyer 1906, S. 400; Buchner 1910; Haecker 1912; Hegner II, 1914.

Strecke der Keimbahn, auf Grund bestimmter, bei den einzelnen Teilungsakten auftretender histologischer Eigentümlichkeiten Schritt für Schritt verfolgen.

Fig. 26.



Differenzierung der Geschlechtszellen bei Ascaris (Diminutionsprozeß) nach Boveri. A und B zweiter, C eine Phase des dritten Teilungsschrittes. Bald nach der Phase *B* dreht sich der „Stamm" des T-förmigen Keimes, nämlich die aus P_1 hervorgegangenen Zellen *EMSt* (obere Tochterzelle) und P_2 (untere Tochterzelle), zur Seite (in Fig. B nach links) und legt sich der einen Hälfte des „Querbalkens", also der Zelle *B*, an, so daß eine rhombische Platte entsteht, deren Hauptebene der späteren Medianebene des Tieres entspricht. Bei der dritten Teilung (Fig. C) teilen sich die *A*- und *B*-Zelle senkrecht zu dieser Medianebene ($a - a$, $b - b$), die beiden Zellen *EMSt* und $P_2 (= P_3 + S_3)$ innerhalb dieser Ebene.

Beim Pferdespulwurm [1]) treten bei der ersten Teilung des befruchteten Eies lange, schleifenförmige Chromosomen mit keulenförmig angeschwollenen Enden auf. Dieser Chromosomentypus bleibt beim Übergang vom Zwei- zum Vierzellenstadium (Fig. 26, A) in vielen Fällen nur in der einen Schwesterzelle, der ersten Stammzelle (in der Literatur durch P_1 bezeichnet), erhalten, während in

[1]) Vgl. Boveri 1887, 1892, 1899.

der anderen Zelle, der ersten Ursomazelle (S_1 oder AB), welche einem Teil des Ektoderms den Ursprung gibt, eine sogenannte Diminution eintritt[1]). Diese besteht darin, daß in der Äquatorebene der Teilungsfigur von jedem Chromosom die verdickten Enden abgestoßen werden, während der mittlere Fadenabschnitt sich in eine große Zahl kleiner Chromatinkörner segmentiert (Fig. 26, A, S_1). Im weiteren Verlaufe der Teilung sind es allein die kleinen Körnchen, welche gespalten werden und die dizentrische Wanderung ausführen, während die großen Endabschnitte zunächst im Äquator rudimentäre Durchteilungsversuche machen und dann im Cytoplasma der Resorption anheimfallen (vgl. die Fig. 26, B, welche in den Zellen A und B an den Polen der Teilungsfigur die Körnchen und im Äquator die Schleifenenden zeigt). Die gleiche Differenzierung wiederholt sich beim nächsten Teilungsschritt: nur die eine Tochterzelle der ersten Stammzelle, die zweite Stammzelle P_2 (untere Tochterzelle von P_1 in Fig. 26, B) zeigt die langen Chromosomen (Fig. 26, C, $P_3 + S_3$), während ihre in der Teilung etwas verzögerte Schwesterzelle, die zweite Ursomazelle ($EMSt$), welche ento- und mesodermale Elemente, sowie die Anlage des Munddarms (Stomodäums) aus sich hervorgehen läßt, die Diminution aufweist. Die gleichen Unterschiede kehren noch einige Male wieder. Beim fünften Teilungsschritt zeigt sich zum letzten Male das Bild eines ungleichen Verhaltens von zwei Schwesterzellen: die eine, die Stammzelle vierter Ordnung (P_4) oder Urgeschlechtsmutterzelle[2]), liefert unter Bildung langer Chromosomen vom ursprünglichen Habitus die beiden Urgeschlechtszellen (Urgenitalzellen), während ihre Schwesterzelle, die vierte Ursomazelle (S_4), dem Diminutionsprozeß unterliegt. Alle anderen Zellen, außer den P- und S-Zellen, bilden bei der Teilung von vornherein kleine, körnchenförmige Chromosomen.

Die bei Ascaris ermittelten Tatsachen sind deshalb noch von besonderem, vererbungstheoretischem Interesse, weil bei dem in den Schwesterzellen der Stammzellen sich abspielenden Diminutionsprozeß der Kern sich offenbar gewisser Bestandteile, welche in den Schwesterzellen mitgeführt werden, entledigen will[3]).

Beobachtungen an dispermen, d. h. abnormerweise durch zwei Samenzellen befruchteten Ascaris-Keimen, sowie bei solchen, bei welchen durch Zentrifugierung

---

[1]) Der Ausdruck stammt von V. Herla (Arch. Biol., T. 13, 1893). Bei den meisten normalen Keimen erhält sich allerdings der ursprüngliche Kernzustand bis zum Stadium von vier Zellen, und erst beim Übergang zum Achtzellenstadium findet gleichzeitig in A, B und $EMSt$ die Diminution statt (Boveri 1910, S. 160).

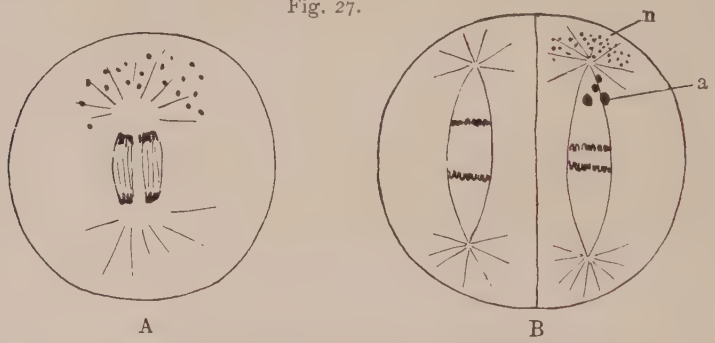
[2]) Es ist wohl zweckmäßig, die erste Embryonalzelle, in deren Deszendenz sich nur noch generative Elemente oder höchstens Hilfszellen der letzteren (z. B. Nährzellen) befinden, als Urgeschlechtsmutterzelle, ihre Töchter als Urgeschlechtszellen zu bezeichnen.

[3]) Vgl. Boveri 1899, S. 422. Nach J. Seiler (Arch. Zellf., Bd. 13, 1914, S. 252) soll in reifenden Schmetterlingseiern durch eine der Diminution von Ascaris sehr ähnlich verlaufende Chromatin-Elimination die Kernplasmarelation (S. 34) reguliert werden.

das Eiplasma eine abnorme Verteilung erfuhr, führten Boveri zu der Vorstellung, daß die plasmatischen Qualitäten einer Furchungszelle darüber entscheiden, ob ihre Chromosomen den Charakter von schleifenförmigen „Urchromosomen" behalten oder ob sie diminuiert werden. Rückwirkend stempelt dann das veränderte Chromatin die einen Zellen zu Somazellen, die anderen zu Stammzellen, so daß also in der Ontogenese von Ascaris eine Wechselwirkung zwischen Protoplasma und Kern in deutlicher Weise hervortritt (vgl. besonders Boveri 1910). Indessen haben sich bei späteren Untersuchungen (G. Kautzsch, Arch. Entw. Mech., Bd. 35, 1913, S. 684) gewisse Schwierigkeiten für diese Auffassung ergeben.

Ein wesentlich einfacherer Bild zeigt die Differenzierung der Urgeschlechtszellen bei den Kopepoden aus den Gattungen Cyclops und Diaptomus[1]). Hier treten bei der ersten Teilung des Eies im Umkreise des einen Poles der Teilungsfigur färbbare Körnchen, die Außenkörnchen oder Ektosomen, auf, welche offenbar als Nebenprodukte des Stoffwechsels zur Abscheidung kommen (Fig. 27, A).

Fig. 27.



Geschlechtszellendifferenzierung bei den Kopepoden.

Diese Gebilde gelangen bei der Teilung in diejenige Schwesterzelle, welche die Stammzelle der folgenden Zellgeneration darstellt, verschmelzen hier während des Ruhestadiums zu unförmigen Klumpen und werden resorbiert (Fig. 27, B, *a*)[2]). Bei der folgenden Teilung treten in der Stammzelle neue Körnchen auf (Fig. 27, B, *n*), und zwar wieder nur an demjenigen Pole, welcher in die neue Stammzelle eingeht. Dieser Vorgang wiederholt sich beim dritten und vierten Teilungsschritt. Wenn sich die bei der vierten Teilung entstandene Körnchenzelle, die Urgeschlechtsmutterzelle, teilt und so die beiden Urgeschlechtszellen bildet (S. 37, Fig. 16), treten die Körnchen nicht mehr einseitig, sondern im ganzen Umkreise der Teilungsfigur auf, und dasselbe ist bei ihren Abkömmlingen der Fall. Die Körnchen-

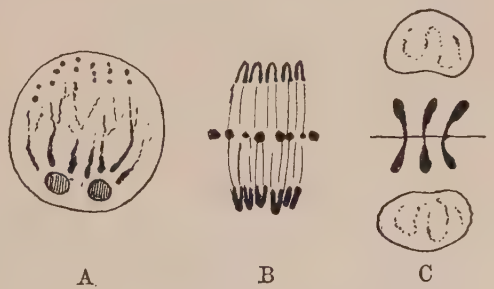
[1]) Vgl. Haecker 1897, 1902; Amma 1911.

[2]) Amma fand bei Cyclops distinctus und bei Diaptomus castor (Fig. 27, B), daß die zu Klumpen verbackenen Körnchen der vorangegangenen Teilung (*a*) noch erhalten sind, während bereits in der gleichen Zelle die neue Körnchengeneration (*n*) zur Abscheidung kommt. Damit ist bewiesen, daß jeweils die körnchenführende Tochterzelle zur Stammzelle wird.

zellen stellen also die direkten Etappen der Keimbahn dar, und zwar wird offenbar ein besonderes, durch die Fähigkeit zur Körnchenproduktion ausgezeichnetes Plasma (Körnchenplasma, Keimbahnplasma), das sich speziell im Ei von Diaptomus coeruleus schon vor der Kernkopulation unterscheiden läßt[1]), von jeder Keimbahnzelle der folgenden übergeben.

Ascaris und die Kopepoden haben das gemeinsam, daß in beiden Fällen bestimmte Qualitäten des Plasmas auf die Differenzierungsvorgänge von Einfluß sind. Im einzelnen lassen sich die Vorgänge nicht ohne weiteres miteinander in Verbindung bringen. Doch treten bei der Furchung von Cyclops abnormerweise Bilder auf, welche eine große Ähnlichkeit mit den Befunden von Ascaris zeigen: Abspaltung von Körnchen bereits im Knäuelstadium (Fig. 28, A), Ansammlung im Äquator (Fig. 28, B) und rudimentäre Durchteilungsversuche der abgespaltenen Körnchen in den Telophasen der Teilung (Fig. 28, C)[2]). Im Ei einer pädogenetischen Gallmücke (Miastor) wurden nebeneinander ein Diminutionsprozeß und eine plasmatische Differenzierung, ähnlich dem Körnchenplasma der Kopepoden, beobachtet[3]).

Fig. 28.



Diminutionsvorgang bei Cyclops (pathologisch).

Noch für eine Reihe von anderen Tieren wurde eine frühzeitige Sonderung der Keimzellen beschrieben, insbesondere zeichnen sich die Keimbahnzellen vielfach dadurch aus, daß sie auf Eieinschlüsse mehr passiver Art (Richtungskörper, nucleoläre Gebilde usw.) eine besondere Attraktion ausüben (Kopepoden, Sagitta, parasitische Hymenopteren) oder bezüglich der Teilungsgeschwindigkeit hinter den übrigen Embryonalzellen zurückbleiben (Kopepoden, Sagitta). Immer mehr Beobachtungen sprechen ferner dafür, daß auch bei den Wirbeltieren schon vor der Anlage der Geschlechtsdrüsen bestimmte Zellen den Charakter von Urgeschlechtszellen haben[4]).

Nur in wenigen Fällen ist das unmittelbare Schicksal der Urgeschlechtszellen, sowie der Anteil, den diese Elemente in Verbindung mit anderen (mesodermalen und mesenchymatischen) Embryonalzellen beim Aufbau der Geschlechtsdrüsen haben, vollkommen bekannt.

---

[1]) Amma 1911, Tafel 30, Fig. 66.

[2]) Nach Präparaten H. Matschecks (vgl. auch Arch. mikr. Anat., Bd. 43, 1894).

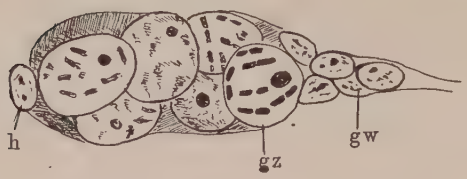
[3]) Vgl. W. Kahle, Zoologica, Bd. 21, 1908, sowie Hegner 1914, S. 387.

[4]) Außer den von Korschelt-Heider u. Waldeyer erwähnten Beobachtungen liegen neuere Angaben vor von Schapitz für den Axolotl (Arch. mikr. Anat., Bd. 79, 1912), von Allen für die Schildkröte Chrysemys und für Rana pipiens (Anat. Anz., Bd. 29, 1906 u. Bd. 31, 1907), von Jarvis für den Saurier Phrynosoma (Biol. Bull., Vol. 15, 1908), von Rubaschkin für Säuger (Anat. Hefte, Bd. 39, 1909). Über „extraregionale" Urgeschlechtszellen beim Axolotl und bei Vögeln vgl. Schapitz, l. c., S. 70, und v. Berenberg-Goßler, Anat. Anz., Bd. 40, 1912, S. 591.

Namentlich gehen die Ansichten über die Gonadenbildung bei den Wirbeltieren noch ziemlich auseinander[1]).

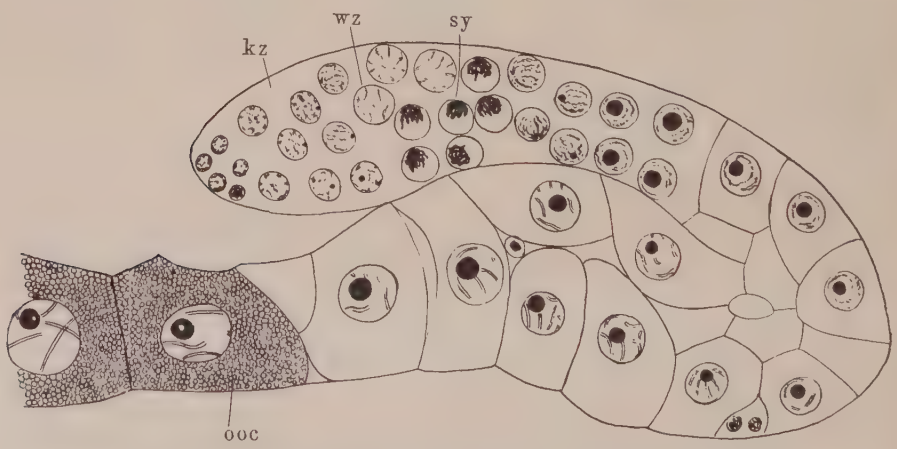
Verhältnismäßig einfach liegen die Dinge bei den Süßwasserkopepoden. Nach ihrer Entstehung bleiben die beiden Urgeschlechtszellen, von einigen Mesenchymzellen umhüllt, während der ersten Larvenperioden (Nauplius- und Metanaupliusstadium) im Ruhezustand liegen, zunächst isoliert zu beiden Seiten des Darmrohres, später vereinigt an seiner Dorsalseite. Die Bildung der Gonaden erfolgt dann in der Weise, daß sich sowohl die Urgeschlechtszellen als auch die mesenchymatischen Belegzellen durch Teilung vermehren. Erstere liefern die Keimzellen der zunächst geschlechtlich indifferent erscheinenden Geschlechtsdrüse, also die indifferenten Geschlechts-

Fig. 29.



Indifferente Geschlechtsdrüse (Gonade) von Diaptomus. Nach O. Krimmel.

Fig. 30.



Ovarium eines Kopepoden (Canthocamptus). Etwas schematisiert.

zellen (Gonocyten) (Fig. 29, *gz*), letztere die Hüllen der Gonaden (*h*) und später die Anfangsabschnitte der Ausführungswege (*gw*)[2]).

In einer bestimmten Entwickelungsphase, bei den Kopepoden ungefähr gleichzeitig mit der Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere (Greifantenne, Greiffuß), läßt sich dann der Geschlechtscharakter der Gonaden und der Geschlechtszellen deutlich unterscheiden.

---

[1]) Vgl. Waldeyer und Felix.
[2]) Vgl. O. Krimmel, Zool. Anz., Bd. 35, S. 778.

Aus der indifferenten Gonade der Metazoen entwickelt sich dann entweder ein Hoden (Testis) oder ein Eierstock (Ovarium) und aus den Geschlechtszellen entstehen die Ursamenzellen oder Spermatogonien bzw. die Ureizellen oder Ovogonien. Damit beginnt die Samenbildung (Spermatogenese) und Eibildung (Ovogenese), und zwar pflegt man zunächst in beiden Fällen eine Teilungs- oder Vermehrungsperiode zu unterscheiden, während welcher die Spermatogonien und Ovogonien einer mehr oder weniger lebhaften Vermehrung unterliegen. In schlauchförmigen Geschlechtsdrüsen und bei einer mehr kontinuierlichen Geschlechtszellenbildung läßt sich dann eine bestimmte Zone, die Keimzone, unterscheiden, welche mit den aufeinanderfolgenden Generationen der Ursamen- oder Ureizellen angefüllt ist (Fig. 30, *kz*). Bemerkenswert ist der syncytiale Charakter, welchen die Keimzone in vielen Fällen, so namentlich in den Anfangsteilen der Ovarien vieler Arthropoden[1]) aufweist (Fig. 30). Auch die Hoden zeigen häufig die syncytiale Gewebsform[2]) und bei manchen Formen (Seidenspinner, Regenwurm) stehen die Spermatogonien wenigstens gruppenweise durch eine zentrale, bei ersteren kernhaltige, bei letzteren kernlose Plasmamasse (Versonsche Zelle bzw. Cytophor) miteinander in syncytialem Zusammenhang.

In der nun folgenden Wachstumsperiode bzw. Wachstumszone (Fig. 30, rechts von *wz*) tritt zunächst wieder ein Stillstand in der Vermehrungstätigkeit ein: namentlich im weiblichen Geschlecht erfahren die aus der letzten ovogonialen Teilung hervorgegangenen Eimutterzellen oder Ovocyten erster Ordnung (unreife Eier, Eierstockseier, Voreier, Fig. 30, *ooc*) entweder noch im Ovarium (Säugetiere) oder zum Teil erst in den Ovidukten (Kopepoden) eine beträchtliche Größenzunahme, welche im wesentlichen durch die Abscheidung von Dottermaterial (Fig. 30 bei *ooc*) im Eiplasma bedingt ist, während im männlichen Geschlecht in den Samenmutterzellen oder Spermatocyten erster Ordnung das Wachstum weniger stark hervortritt und nur in seltenen Fällen (z. B. bei Ascaris, Fig. 31, A) eine Art Dotterbildung zustande kommt[3]).

In der folgenden Periode der Samen- und Eibildung, in der Reifungsperiode bzw. in der Reifungszone, zeigen abermals die männlichen Elemente die einfacheren Verhältnisse. Auf Grund zweier sukzessiver Teilungen, der Reifungsteilungen (Fig. 31, B—D und E), verwandeln sich die Samenmutterzellen (Spermatocyten erster Ordnung) in zwei Samentochterzellen (Spermatocyten zweiter Ordnung,

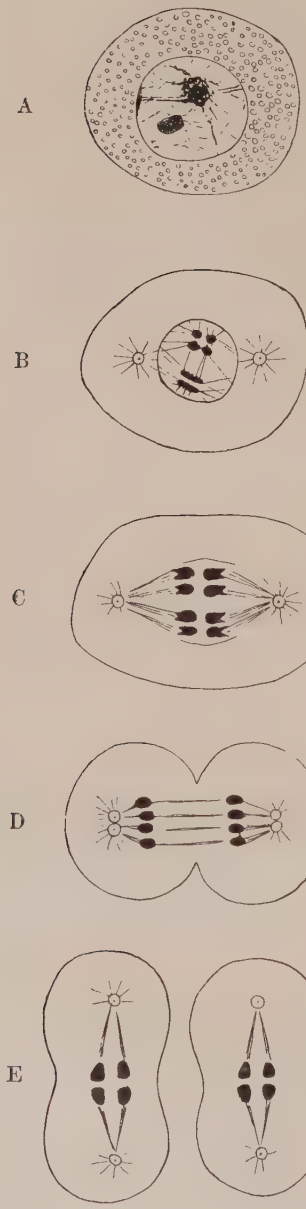
---

[1]) So der Kopepoden, Myriapoden (Tönniges, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 71, 1902), Insekten. Vgl. auch E. Rhode, Histogenet. Unters. I, Breslau 1908, S. 41. Auch das Follikelepithel des Säugetiereies kann ein syncytiales Gefüge zeigen (Waldeyer, S. 324, Fig. 130).

[2]) Vgl. die Abbildung des Heterocope-Hodens bei Korschelt und Heider, Allgem. Teil, S. 473, sowie Tönniges, l. c.

[3]) Siehe auch unten S. 64.

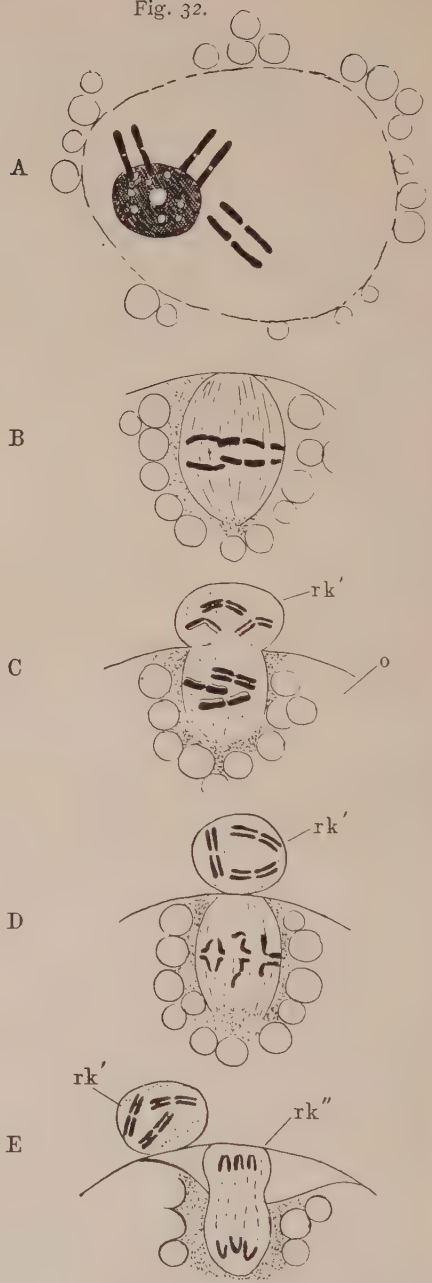
Fig 31.



Spermatidenbildung bei Ascaris.
Nach Brauer.

A Spermatogonie. B Spermatocyte erster Ordnung. C—D erste, E zweite Reifungsteilung.

Fig. 32.



Richtungskörperbildung bei Cyclops gracilis.
Nach Matscheck. (E schematisiert nach Bildern bei Cyclops viridis.)

Fig. 31, D) und vier Samenzellen (Spermatiden, Fig. 31, E). Im weiblichen Geschlecht pflegt der Kern der Eimutterzellen, das Keimbläschen, meist unter beträchtlicher Volumenverminderung (vgl. Fig. 32, A und B) vom Eizentrum an die Peripherie zu wandern und gleichzeitig die späteren Prophasen und früheren Metaphasen der Teilung zu durchlaufen. Die erste Teilungsfigur (Fig. 32, B) bleibt in den Eiern vieler Tiere längere Zeit im Zustande der späteren Metaphase an der Peripherie liegen, eine Bereitschaftsstellung, während welcher dann die Samenzelle in das Ei eintritt, also die Befruchtung eingeleitet wird und häufig auch die Eiablage stattfindet. Es erfolgt eine asymmetrische Zellteilung (Fig. 32, C), welche zur Bildung einer großen Eitochterzelle (Ovocyte zweiter Ordnung, Fig. 32, C, *o*) und einer kleinen rudimentären Zelle, des ersten Richtungskörpers (*rk'*) führt. Unmittelbar darauf wiederholt sich der gleiche Prozeß (Fig. 32, D, E) und es kommt zur Bildung der reifen Eizelle und des zweiten Richtungskörpers (Fig. 32, E, *rk''*).

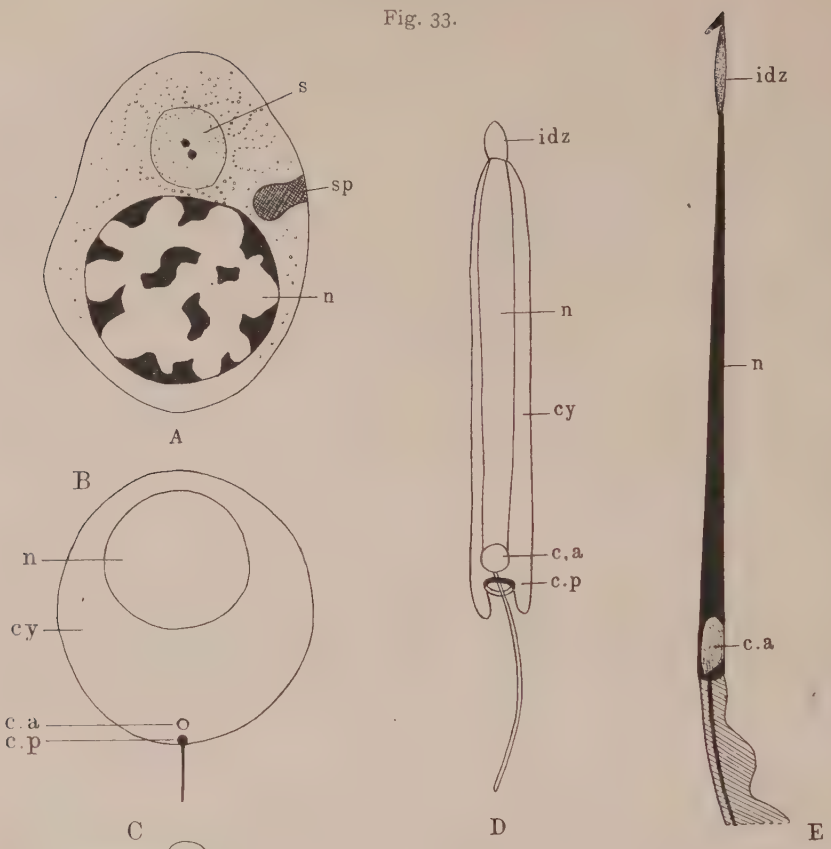
Zuweilen[1]) erfolgt gleichzeitig mit der zweiten Reifungsteilung eine mehr oder weniger regelmäßige Teilung des ersten Richtungskörpers, so daß im ganzen drei Richtungskörper oder, falls es nicht zur Abschnürung von Zwergschwesterzellen kommt, die Kerne vielmehr im Eiplasma liegen bleiben, „Richtungskerne" gebildet werden. Im Falle der Parthenogenesis (Entwickelung ohne Befruchtung) werden entweder zwei (Honigbiene, Gallwespen, Ameisen) oder nur ein einziger Richtungskörper (Rotatorien, Cladoceren, Ostrakoden, Aphiden) gebildet.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Reifungsteilungen bei der Samen- und Eibildung, stammesgeschichtlich und physiologisch betrachtet, einander entsprechen, und daß also Ei und Richtungskörper einerseits und die vier Samenzellen andererseits eine homologe Zellgeneration darstellen.

An die Reifungsperiode schließt sich in der Samenbildung noch eine weitere Periode, die Umwandlungsperiode, an, während welcher die Metamorphose der Samenzellen in die befruchtungsfähigen, in der Regel durch starke Beweglichkeit ausgezeichneten Samenfäden, Spermatozoen oder Spermien stattfindet. Charakteristische Momente dieses Umwandlungsprozesses sind bei den typischen flagellatenähnlichen Spermatozoenformen: die Verdoppelung des Centrosomas (Fig. 33, A, *s*) und seine Verlagerung an den Zellenrand (B, wo *c.a* und *c.p* das vordere und hintere Centrosoma bedeuten); Bildung des Mittelstückes oder Spermienhalses unter Beteiligung des inneren oder vorderen Centrosomas (B, C, *c.a*); Auswachsen des Schwanzfadens vom hinteren ringförmigen Centrosoma aus (B, *c.p*); Streckung und Verdichtung des Kernes (*n*) sowie Zurückbildung des größten Teiles

[1]) Bei Opisthobranchiern (Amphorina nach Trinchese), Insekten (Rhodites, Lasius nach Henking, Musca nach Blochmann), Krustazeen (Canthocamptus nach Haecker 1895).

Fig. 33.



Samenbildung bei Salamandra maculosa. Nach Meves aus Waldeyer.

des Cytoplasmas (*cy*) bis auf einen dünnen, den Kern umgebenden Belag (D); Ausbildung des Spitzenstückes (C—E, *idz*), wobei sich nach einigen Forschern ein als Idiozom bezeichneter Restteil des achromatischen Apparates (Sphäre = Centrosomahülle, A, *s*, oder auch Spindelrest, A, *sp*) beteiligen soll[1]).

[1]) Ein anderer Körper, der sich aus den als Mitochondrien bezeichneten färbbaren Zelleinschlüssen zusammensetzt, soll sich in einigen Fällen bei der Umhüllung des Mittelstückes bzw. des Achsenfadens beteiligen. In anderen Fällen, speziell bei Peripatus (Montgomery, Biol. Bull., Vol. 22, 1912) wird dieser Körper (Nebenkern, Chondriosoma) abgestoßen. Vgl. hierzu Meves, Otte, Davies, Öttinger.

Auch einige Eier durchlaufen teils vor, teils nach der Befruchtung eine Metamorphose, wobei die im folgenden Kapitel zu beschreibenden Hüllen gebildet werden.

Zum Schluß sei noch bemerkt, daß speziell in der Vererbungslehre die befruchtungsreifen männlichen und weiblichen Fortpflanzungszellen mit einem aus der Botanik entnommenen Ausdruck als Gameten, das Produkt ihrer Vereinigung als Zygote bezeichnet wird.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 6.

a) Allgemeines über Fortpflanzung (Terminologisches).

Haecker, V., Kap.: „Zeugungslehre". In: A. Langs Handbuch der Morphologie. Jena 1912.
Hartmann, M., Die Fortpflanzungsweisen der Organismen usw. Biol. Centralbl., Bd. 24, 1903.
Hertwig, R., Mit welchem Rechte unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sb. Ges. Morph. Phys. München 1899.
Korschelt, E. und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. Jena 1902—1910.
Waldeyer, W., Die Geschlechtszellen. O. Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre. Bd. 1, 1. Teil. Jena 1906.

b) Über Differenzierung der Geschlechtszellen.

Amma, K., Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Kopepoden. Arch. Zellf., Bd. 6, 1911.
Boveri, Th., Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anat. Anz., Bd. 2, 1887.
—, Ref.: Befruchtung. Erg. Anat. u. Entw., Bd. 1, 1892.
—, Die Entw. von Asc. megal. mit bes. Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. für Kupffer. Jena 1899.
—, Die Potenzen der Asc.-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Festschr. für R. Hertwig, III. Jena 1910.
Buchner, P., Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten usw. Festschr. für R. Hertwig, Bd. 1. Jena 1910.
Felix, W. und Bühler, A., Die Entwickelung der Keimdrüsen und Ausführungsgänge. O. Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre, Bd. 3, 1. Teil. Jena 1906.
Haecker, V., Die Keimbahn von Cyclops. Arch. mikr. Anat., Bd. 49, 1897.
—, Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. Naturw., N. F., Bd. 30, 1902.
Hasper, M., Zur Entwickelung der Geschlechtsorgane von Chironomus. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 31, 1911.
Hegner, Rob. W., Studies on Germ Cells I, II. Journ. Morph., Vol. 25, 1914. IV. Journ. Morph., Vol. 26, 1915.

c) Über Ei- und Samenbildung (vgl. auch Kap. 33 und 35).

Boveri, Th., Zellenstudien I. Jen. Zeitschr., Bd. 21, 1887.
Davies, H. Sp., Spermatogenesis in Acridiidae and Locustidae. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., Vol. 53, 1890.
Haecker, V., Die Vorstadien der Eireifung. Arch. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.

Hertwig, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. mikr. Anat., Bd. 36, 1890.

Matscheck, H., Über Eireifung und Eiablage bei Kopepoden. Arch. Zellf., Bd. 5. 1910.

Meves, F., Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. mikr. Anat., Bd. 54, 1899.

Montgomery, Th. H., The Spermatogenesis of Peripatus etc. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 14, 1900.

—, The Spermatogenesis of an Hemipteron, Euchistus. Journ. Morph., Vol. 22, 1911.

Öttinger, R., Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Arch. Zellforsch., Bd. 3, 1909.

Otte, H., Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. 24, 1907.

Vejdovski, F., Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag 1907. 4^0.

Siebentes Kapitel.

Reife Fortpflanzungszellen und Befruchtung.

Die reifen, d. h. befruchtungsfähigen Fortpflanzungszellen[1]) werden bei den höheren Tieren im männlichen Geschlecht als Samenzellen, Samenfäden, Spermatozoen oder Spermien bezeichnet. Sie werden entweder innerhalb einer eiweißhaltigen Flüssigkeit entleert (liquor seminis, z. B. „Milch" der Knochenfische) oder in Form von paketartigen, von einer kapselartigen Hülle umgebenen Komplexen, den Samenpatronen oder Spermatophoren, vom männlichen Tier in die weiblichen Geschlechtsorgane übertragen oder dem Weibchen angeheftet. Derartige Samenpatronen finden sich bei Regenwürmern, Blutegeln, Kopepoden, dekapoden Krebsen, Spinnen, Insekten (z. B. Honigbiene), Schnecken, Tintenfischen und Salamandrinen. Die fertigen Spermatozoen weichen hinsichtlich ihrer Gestalt in der Regel von dem gewöhnlichen Schema einer Zelle bedeutend ab und zeigen eine Reihe von Differenzierungen, die mit ihrer speziellen Aufgabe, das Ei aufzusuchen, in sein Inneres einzudringen und den jungen Keim mit dem Teilungsapparat auszustatten, im Zusammenhang stehen. Dementsprechend sind die Spermatozoen vielfach mit einem Bohr- und lokomotorischen Apparat und wahrscheinlich stets mit einem Centrosoma versehen.

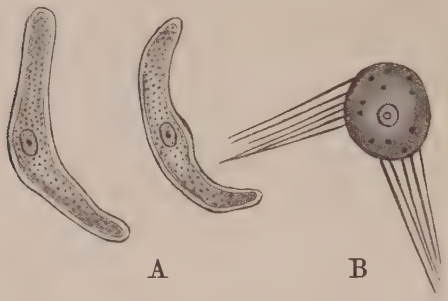
Zu den am einfachsten gebauten Spermatozoen gehören die kugeligen oder amöbenähnlichen Samenzellen der Wasserflöhe (Cladoceren). Bemerkenswert sind hier vor allem die spezifischen Verschiedenheiten in der äußeren Gestalt. So besitzt von den beiden bei uns vorkommenden Moinaarten M. paradoxa längliche, an beiden Enden zugespitzte, halbmondförmige Elemente (Fig. 34, A), M. rectirostris dagegen heliozoenähnliche „Strahlenzellen", d. h. große kugelige Zellen mit sonnenartig ausstrahlenden, feinen, unbeweglichen Fäden (Fig. 34, B). In dieser verschiedenen Gestalt kommt offenbar die artliche Verschiedenheit des Protoplasmas zum Ausdruck (s. oben S. 23)[2]).

[1]) Vgl. Korschelt u. Heider, Allgem. Teil, S. 397, und Waldeyer, S. 99.

[2]) Vgl. Weismann, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 33, 1879. Auch die übrigen Cladoceren weisen zum Teil sehr verschieden gestaltete Spermatozoen auf. In ähnlicher Weise besitzen die Feuerkröte (Bombinator) und die Teichunke (Pelobates), trotzdem sie zur gleichen Familie (Pelobatidae) gehören, Spermien von sehr verschiedenem Habitus. Vgl. Waldeyer, S. 127.

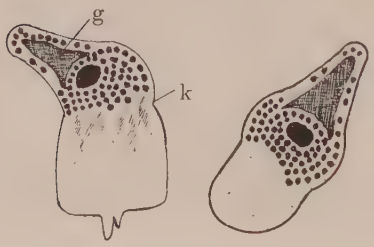
Einen einfachen Bau besitzen auch die Spermatozoen der Nematoden. Speziell diejenigen des Pferdespulwurmes (Fig. 35) haben eine kegelförmige Gestalt und enthalten in ihrem breiteren, rundlichen, im vorderen Abschnitt amöbenartig beweglichen Kopfteil (*k*) den Kern, in dessen Umkreis rundliche Körner liegen, die als Mitochondrien oder Chondriosomen oder auch (Held) schlechtweg als grobe Plasmosomen oder Makrosomen bezeichnet worden sind [1]). Im schmäleren

Fig. 34.



Spermien von Moina paradoxa (A) und rectirostris (B). Nach Weismann.

Fig. 35.



Spermien von Ascaris megalocephala. Nach Held.

Fig. 36.

Spermium einer Meduse (Aurelia aurita). Nach Ballowitz.

Schwanzteil befindet sich ein kegelförmiges, stark lichtbrechendes Gebilde von halbweicher Konsistenz [2]), der sogenannte Glanzkörper (*g*). Dieser Körper entsteht durch Konzentration der während der Wachstumsperiode in den Spermatocyten erster Ordnung (Fig. 31, A) abgeschiedenen und durch die Reifungsteilungen auf die einzelnen Samenzellen verteilten dotterartigen Plasmaeinschlüsse [3]), er gelangt mit dem Samenkern ins Ei und wird hier resorbiert.

---

[1]) Vgl. A. Mayer, Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 25, 1908, S. 511; B. Romeis, Arch. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. II, 1912, S. 133; Held 1916, S. 111.

[2]) G. Retzius, Biolog. Unters., XVI, 1911, S. 25.

[3]) Vgl. Marcus, Arch. mikr. Anat., Bd. 68, 1906, S. 456, sowie A. Mayer, l. c., S. 511.

Die am häufigsten vorkommende Form der reifen Samenzellen ist die des flagellatenähnlichen „Samenfadens". Im einfachsten Falle, z. B. bei den Medusen (Fig. 36), sind an dem Samenfaden zu unterscheiden: das Spitzenstück (*sp*), welches als Bohrapparat dient, der Kopf (*k*) mit dem Kern, das Mittelstück (*m*) mit dem Centrosoma und der Schwanzfaden. Im wesentlichen den nämlichen Bau, aber eine etwas größere Komplikation zeigen die Spermatozoen der geschwänzten Amphibien. Schon bei Anwendung schwächerer Vergrößerung lassen sich an dem (bei Amblystoma 360 bis 430 μ langen) Spermatozoon ein Spitzenstück (perforatorium, Fig. 37, *sp*) mit Widerhaken, der sehr verlängerte, nach vorn stark verjüngte Kopf (*k*), das Mittelstück (Halsstück *m*), welches das vordere und hintere Centrosoma (vgl. Fig. 33, D) enthält[1]), und der Schwanzfaden mit der undulierenden Membran (*u.m*) unterscheiden[2]). Diese stellt einen krausenartig gefalteten Saum mit kontraktilem Randfaden (*rf*) dar. Durch Zusammenziehung des letzteren werden vermutlich die lebhaften Kontraktionswellen bedingt, die man im lebenden Zustand über die Membran fortlaufen sieht und welche offenbar den treibenden Faktor des Spermiums darstellen[3]).

Komplikationen anderer Art finden sich bei den Spermatozoen der Säuger. So zeigen z. B. beim Meerschweinchen (Fig. 38) Spitzenstück (*sp*) und Kopf (*k*) zusammen die Gestalt einer abgeplatteten, regelmäßig gekrümmten (im Längsschnitt, Fig. 38, B, S-förmigen) Schaufel. Über die Bedeutung dieser Struktur ist nichts bekannt[4]).

Die kompliziertesten Spermatozoenformen sind wohl die mit Fortsätzen versehenen „Spermatosomen" der dekapoden Krebse, deren Schwanzteil eine Art von Explosionsapparat enthält, durch dessen Aufquellung und Entladung der Kopfteil ins Ei gestoßen wird. Vgl. N. K. Koltzoff, Arch. mikr. Anat., Bd. 67, 1906.

Als besondere Vorkommnisse sind zu erwähnen die paarweise gekoppelten Samenfäden bei Schwimmkäfern (Dytiscus, Colymbetes, Fig. 39)[5]) und Beuteltieren (Didelphys)[6]), eine Verbindung, die offenbar die Vorwärtsbewegung und das Eindringen in das Ei begünstigt; ferner die regelmäßig dimorphen Spermien der Prosobranchier[7]) und Spinner (Pygaera u. a.)[8]). Speziell bei den Prosobranchiern

[1]) Genau gesagt, das vordere Centrosoma und ein vorderes Teilstück des hinteren. Das hintere Teilstück des letzteren wird während der Entwickelung an den Anfang des letzten Schwanzdrittels verlagert (Meves).

[2]) Der Schwanzfaden wird nach Meves von dem rinnenförmig ausgetieften Achsenfaden (Hauptfaden, Fig. 37, *hf*) gebildet, der an seiner konvexen Seite von der plasmatischen „Hülle" bedeckt ist, während sich aus der Konkavität der Rinne die von dem Randfaden (*rf*) eingesäumte undulierende Membran (*u.m*) erhebt. Vgl. auch Waldeyer, S. 184.

[3]) Vgl. Korschelt u. Heider, S. 425, Waldeyer, S. 151.

[4]) Vgl. Meves 1899, sowie Waldeyer, S. 441.

[5]) Vgl. L. Auerbach, Anat. Anz., Bd. 8, 1893; E. Ballowitz, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 60, 1895.

[6]) G. Selenka, Stud. über die Entwgesch. der Tiere, IV. Wiesbaden 1887.

[7]) Th. v. Siebold, Müllers Archiv 1836; F. Meves, Arch. mikr. Anat., Bd. 61, 1902; S. Kuschakewitsch, Arch. Zellf., Bd. 10, 1913.

[8]) Meves, l. c.

Fig. 37.

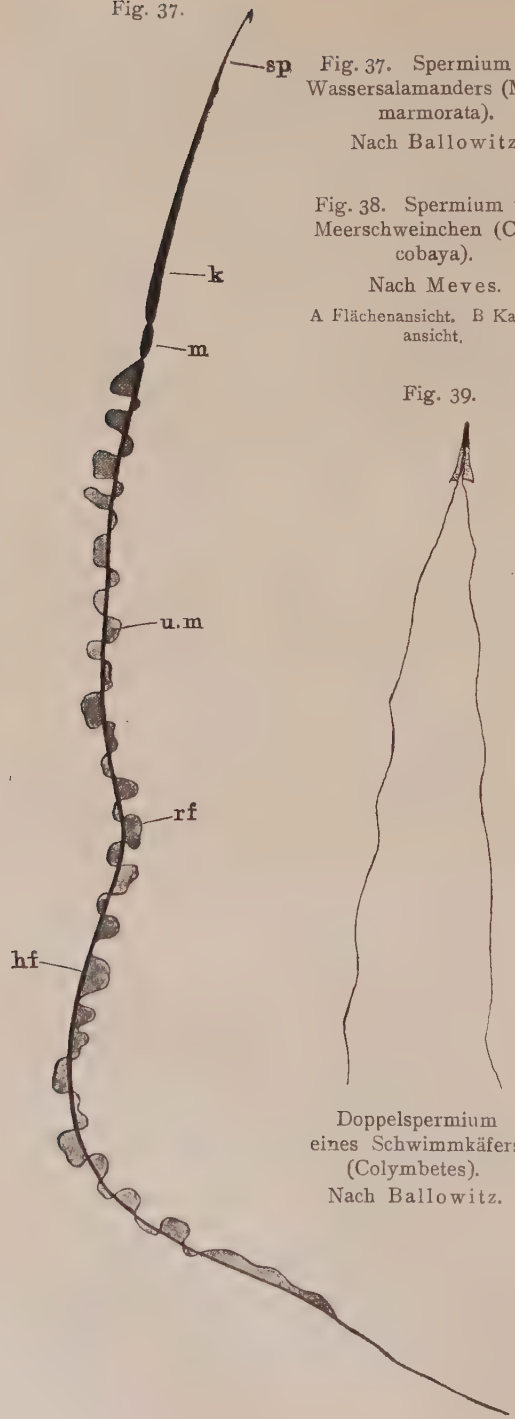


Fig. 37. Spermium des Wassersalamanders (Molge marmorata).
Nach Ballowitz.

Fig. 38.

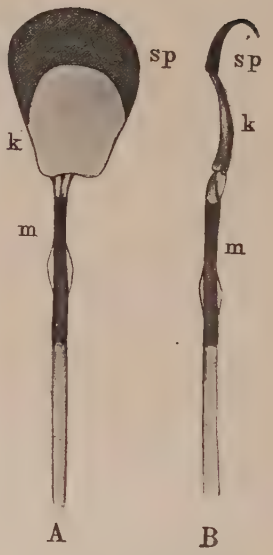
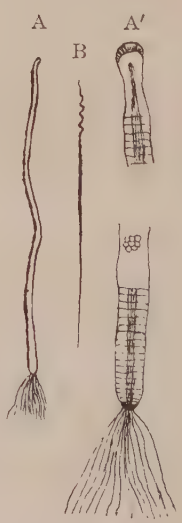


Fig. 38. Spermium vom Meerschweinchen (Cavia cobaya).
Nach Meves.
A Flächenansicht. B Kantenansicht.

Fig. 39.

Doppelspermium eines Schwimmkäfers (Colymbetes).
Nach Ballowitz.

Fig. 40.



A (in A' vergrößert) wurmförmiges Spermium von Paludina vivipara mit kappenförmigem Kopf, B fadenförmiges Spermium mit korkzieherartigem Kopf. Nach v. Brunn und v. Erlanger.

treten neben fadenförmigen, normalkernigen (eupyrenen) Spermien mit korkzieherartig gedrehtem Kopf (Fig. 40, A) wurmförmige Spermien mit unvollständigem Kerne (oligopyrene) oder ohne Kern (apyrene) auf (Fig. 40, B). Über die Bedeutung des Dimorphismus ist nichts Sicheres bekannt. Bei unserer Sumpfschnecke (Paludina) gelangen auch die wurmförmigen Spermien in die weiblichen Geschlechtsorgane, bei Aporrhais pes pelicani dringen sie sogar ins Ei ein, werden aber nach erfolgter Degeneration wieder ausgestoßen [1]).

Über den durch das Auftreten von Geschlechtschromosomen bedingten Dimorphismus der Spermien vgl. Kap. 35.

Die Abweichungen, welche das reife Ei vom gewöhnlichen Zellentypus zeigt, beziehen sich einerseits auf die durch die Ansammlung von Nahrungsmaterial bedingte Größe [2]), andererseits auf den Besitz von Hüllen verschiedener Art, welche teils der Ernährung, teils dem Schutz des Embryos dienen. Es werden außer der vom Eiplasma selbst gebildeten primären Eihülle (Dotterhaut der Echinodermen und Mollusken, Zona radiata der Wirbeltiere) sekundäre nnd tertiäre Eihüllen unterschieden. Erstere werden von einem besonderen, das Ei umhüllenden Epithel, dem Follikelepithel, abgeschieden, und treten, z. B. bei den Insekten, in Form einer chitinartigen Schale (Chorion) auf. Letztere bestehen aus Abscheidungen des Eileiters oder besonderer Drüsen. Beispiele sind die Eiweißhülle, Schalenhaut und Kalkschale des Vogeleies, die Gallerthüllen der Amphibieneier und die hornigen Eikapseln vieler Haie und Rochen [3]).

Sowohl in den primären als in den sekundären Eihüllen können besondere Eingangspforten für die Spermatozoen, die Mikropylen, ausgebildet sein (Mollusken, Insekten, Knochenfische).

Die Begegnung der reifen Geschlechtszellen kann bewirkt werden durch eine direkte innere Begattung, indem die Samenmasse, sei es in flüssiger Form, sei es in Gestalt von paketartigen Komplexen, den Samenpatronen oder Spermatophoren, mittels des männlichen Kopulationsorgans unmittelbar in die weiblichen Geschlechtswege übertragen wird (Plattwürmer, Mollusken, Insekten, Reptilien, Säuger). Bei der indirekten inneren Begattung werden die Samenpatronen durch besondere Apparate (Kiefertaster der Spinnen, Geschlechtstentakel der Tintenfische) übergeführt, oder es wird im Verlauf der Liebesspiele die Samenpatrone vom Männchen abgelegt und dann vom Weibchen in die Geschlechtsöffnung aufgenommen (geschwänzte Amphibien). Bei der äußeren Begattung treten während der Kopulation die Fortpflanzungselemente der beiden Geschlechter

[1]) Kuschakewitsch, Anat. Anz., Bd. 37, 1910.

[2]) Die eigentliche Eizelle, das „Gelbei" oder die Dotterkugel, beispielsweise des amerikanischen Straußes (Rhea americana), ist nach Messungen an einem dem Hallenser zoologischen Garten entstammenden frischen Ei 9,2 cm lang und 6,7 cm breit. Sein Volumen beträgt also 216 ccm. Für das Gelbei des ausgestorbenen madagassischen Aepyornis würde danach ein Volumen von 2643 ccm anzunehmen sein, also ein ungeheures Maß für eine einzelne Zelle!

[3]) Vgl. Korschelt u. Heider, Allg. Teil, S. 269; Waldeyer, S. 287.

gleichzeitig ins Wasser aus (Batrachier), während bei der freien Besamung die Abgabe und Vereinigung der Geschlechtszellen ohne Berührung der Elterntiere erfolgt (Medusen, Echinodermen, Fische).

Die Begattung braucht nicht unmittelbar von der Befruchtung gefolgt zu sein. Werden z. B. die Samenzellen vom Weibchen in einer Samentasche (Receptaculum seminis) aufbewahrt, so kann die Befruchtung durch Monate (Feuersalamander) oder Jahre (Honigbiene) von der Begattung getrennt sein. Bei den Fledermäusen findet die Begattung im Herbst statt, während der Eintritt der Eier in den Uterus und ihre Befruchtung durch die daselbst aufbewahrten Samenzellen erst gegen das Frühjahr hin erfolgt. Beim Haushuhn können sich die Spermien 10 bis 14 Tage lang innerhalb der weiblichen Geschlechtswege befruchtungsfähig erhalten.

Inwieweit bei der endgültigen Annäherung von Ei und Spermium chemotaktische Vorgänge eine Rolle spielen, so wie dies nach den berühmten Versuchen Pfeffers für Farne und Moose gilt, ist noch nicht sicher bekannt. Indessen gilt für die Spermatozoen von Seeigeln (Arbacia) und Anneliden (Nereïs), daß sie positive Chemotaxis gegenüber Säuren, besonders CO_2, und Eiextrakten derselben Spezies zeigen [1]).

Unter **Befruchtung** versteht man ganz allgemein die Vereinigung zweier Geschlechtszellen oder Gameten und ihrer Kerne.

Von einer Verschmelzung der Kerne im Sinne einer gegenseitigen Durchdringung der Kernsubstanzen darf man offenbar mit Rücksicht auf die gonomer gebauten Kerne (s. unten) nicht reden [2]).

Bei den Metazoen nimmt der Befruchtungsprozeß seinen Anfang mit dem Eindringen einer oder mehrerer Samenzellen in das Ei und schließt ab mit der Kopulation von Spermakern und Eikern. In der Regel sind Reifungs- und Befruchtungsphase zum Teil ineinandergeschoben, so daß das Eindringen der Samenzellen schon während der Metaphasen der ersten Reifungsteilung (Fig. 20, C; Fig. 32, B), die Kernkopulation aber erst einige Zeit nach dem Abschluß der beiden Reifungsteilungen erfolgt. Seltener, z. B. bei den Seeigeln, dringt die Samenzelle erst nach vollkommener Durchführung der beiden Reifungsteilungen ein. Bei den meisten Metazoen dringt normalerweise nur eine Samenzelle ein (Monospermie), und bei manchen Tieren, z. B. beim Seeigel, schützt sich das Ei im Moment des Eindringens des Spermakopfes dadurch gegen Überbefruchtung, daß eine für weitere Spermatozoen undurchdringliche, vom Eiplasma sich abhebende Dottermembran gebildet wird [3]).

Bei normalerweise monospermen Eiern kann unter abnormen Umständen Überbefruchtung oder Polyspermie (speziell Doppel-

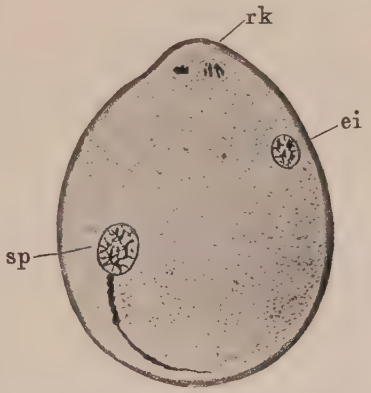
[1]) F. R. Lillie 1913.

[2]) Vgl. Haecker 1902, S. 78.

[3]) Zur Analyse des Vorganges vgl. Herbst, Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 16, 1904; Boveri 1907; Bataillon 1910.

befruchtung oder Dispermie) eintreten. In solchen Fällen pflegt die Entwickelung einen gestörten Verlauf zu nehmen. Im Gegensatz zu dieser pathologischen Überbefruchtung steht die physiologische Polyspermie solcher Formen, bei denen ohne Beeinträchtigung der normalen Entwickelung mehrere Samenzellen in das Ei eindringen, aber allerdings nur ein Spermakern mit dem Eikern in Verbindung tritt. Eine derartige Mehrbefruchtung wird als regelmäßiges Vorkommnis bei Haien, Reptilien, Vögeln, als häufiges (fakultatives) Vorkommnis bei Urodelen, Insekten und Spinnen beobachtet. Es handelt sich im allgemeinen um große dotterreiche Eier, in denen durch Polyspermie die rechtzeitige Verbindung des Eikerns mit einem Samenkern gesichert werden soll.

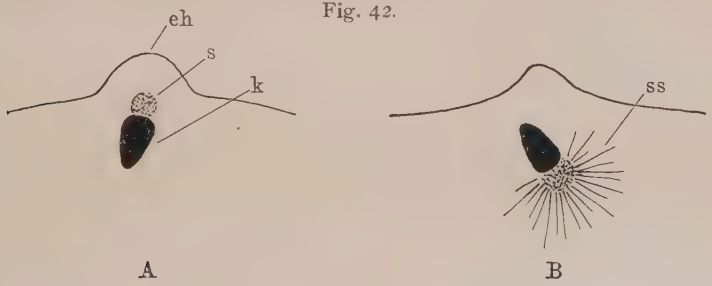
Fig. 41.



Befruchtung des Eies der Fledermaus (Vesperugo). Nach van der Stricht.

Sehr häufig, so z. B. beim Seeigel, dringt vom Spermatozoon nur der vordere Teil, einschließlich des Mittelstückes, in das Eiplasma ein, während der Schwanzfaden in der Eihülle stecken bleibt. In zahlreichen anderen Fällen, so bei Turbellarien (Thysanozoon, Fig. 20, c), Gastropoden (Physa), beim Meerschweinchen und bei der Fledermaus

Fig. 42.



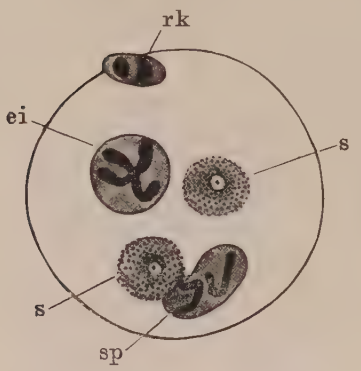
Eindringen des Spermiums in das Seeigelei. Nach Wilson und Matthews.

(Vesperugo, Fig. 41), wird auch der Schwanzfaden in das Ei hereingezogen[1]). Er ist dann als ein in Schlingen gelegter Faden noch während der Durchführung der ersten Richtungsteilung, zuweilen aber, so bei der Fledermaus, noch während der Annäherung der beiden Geschlechtskerne wahrzunehmen. Früher oder später fällt aber der eingedrungene Schwanzfaden ebenso wie das Spitzenstück der

[1]) Vgl. van der Stricht 1898; Kostanecki und Wierzejski 1896; Lams, Arch. Biol., T. 28, 1913; van der Stricht, Verh. Anat. Ges. 1902.

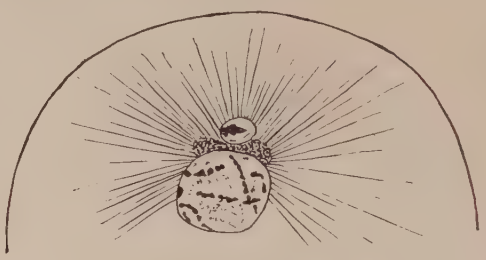
Resorption anheim, während das Cytoplasma des Kopfes und Mittelstückes in der Regel so vollständig mit dem Eiplasma verschmelzen, daß sie nicht mehr als selbständige Gebilde zu erkennen sind. Dann

Fig. 43.



Befruchtung des Ascaris-Eies.
Nach Boveri.

Fig. 44.



Befruchtung des Seeigeleies.
Nach Wilson und Matthews.
Von oben nach unten: Der kleine Spermakern, die sich teilende Sphäre, der große Eikern.

ist also von der eingedrungenen männlichen Fortpflanzungszelle nur noch der Spermakern (Fig. 42, *k*) und ferner das an Stelle des Mittelstückes zur Entwickelung kommende „Spermozentrum“ wahrzunehmen. Dieses besteht aus einem Centrosom (? dem vorderen der Spermatide) oder aus einer körnigen, dotterfreien, als Sphäre bezeichneten Plasmainsel (Fig. 42, A, *s*). Später erscheint die das Centrosoma oder die Sphäre umgebende Spermastrahlung (Fig. 42, B, *ss*), d. h. eine radiäre Anordnung der Plasmagranula und der Dotterkörnchen, welche als Ausdruck einer orientierenden (zentrierenden), vom Spermozentrum ausgehenden Wirkung chemischer oder dynamischer Art aufzufassen ist.

Fig. 45.

Befruchtung des Eies von Cyclops strenuus. Nach Rückert.

Bald nach dem Eindringen führt der männliche Apparat in sehr vielen Fällen eine Drehung aus, derart, daß das Spermozentrum gegen das Eiinnere, der Kern nach außen gerichtet wird (Fig. 42, A u. B). Die Eintrittsstelle bleibt beim Seeigel längere Zeit durch eine Plasmaerhebung, den Empfängnishügel (*eh*), markiert.

Während sich dann der Spermakern dem Eikern nähert, verliert er allmählich seine längliche (kegel- oder stiftförmige) Gestalt, seine dichte Konsistenz und starke Färbbarkeit und nimmt mehr und mehr

das Aussehen des Eikerns an. In der Regel zeigen die beiden Kerne zur Zeit der Kopulation annähernd gleiche Größe und Beschaffenheit (Fig. 43, *ei* und *sp*, 45), seltener, z. B. beim Seeigel (Fig. 44), weist der Spermakern noch während und nach der Kopulation eine geringere Größe und dichtere Konsistenz als der Eikern auf.

In früheren oder späteren Stadien der gegenseitigen Annäherung der beiden Kerne teilt sich das Spermozentrum (Fig. 43, *s*, *s*; 44) und damit auch die Spermastrahlung und, indem sich die beiden Kerne aneinanderlegen (kopulieren), kommt ein viergliedriges System zustande, das aus den beiden weiter auseinander gerückten Spermozentren und dem zwischen ihnen gelegenen Doppelkern (Synkaryon, Amphikaryon)[1]) besteht (Fig. 44, 45).

Bei Ascaris ist noch längere Zeit der Plasmaleib des eingedrungenen Spermiums vom Eiplasma zu unterscheiden. Allmählich findet eine Auflockerung und Zerklüftung der Spermiengrundsubstanz statt, während feine Eigranula eindringen und die groben Granula des Spermiums (Fig. 35) im Eiplasma ausgestreut werden. Später wird der Glanzkörper ausgestoßen und schließlich trennt sich auch der Spermakern von dem Rest des Plasmaleibes. In letzterem erscheint das Centrosom. Vgl. Retzius 1911 und besonders Held 1916, S. 133 ff., 144, 161, 171.

Für die Seeigel (Parechinus miliaris der Nordsee) gibt Meves (1912, vgl. auch Retzius 1910) an, daß das Mittelstück, welches durch Vereinigung von Mitochondrien (Plastochondrien) der unreifen Samenzelle entsteht, also einen echten „Nebenkern" darstellt (S. 60, Anm.), als solches erhalten bleibt und schließlich einem der beiden Blastomeren zufällt. Letzteres wird auch bezüglich des im Ei eingedrungenen Schwanzfadens für Meerschweinchen und Fledermaus angegeben (Lams, van der Stricht).

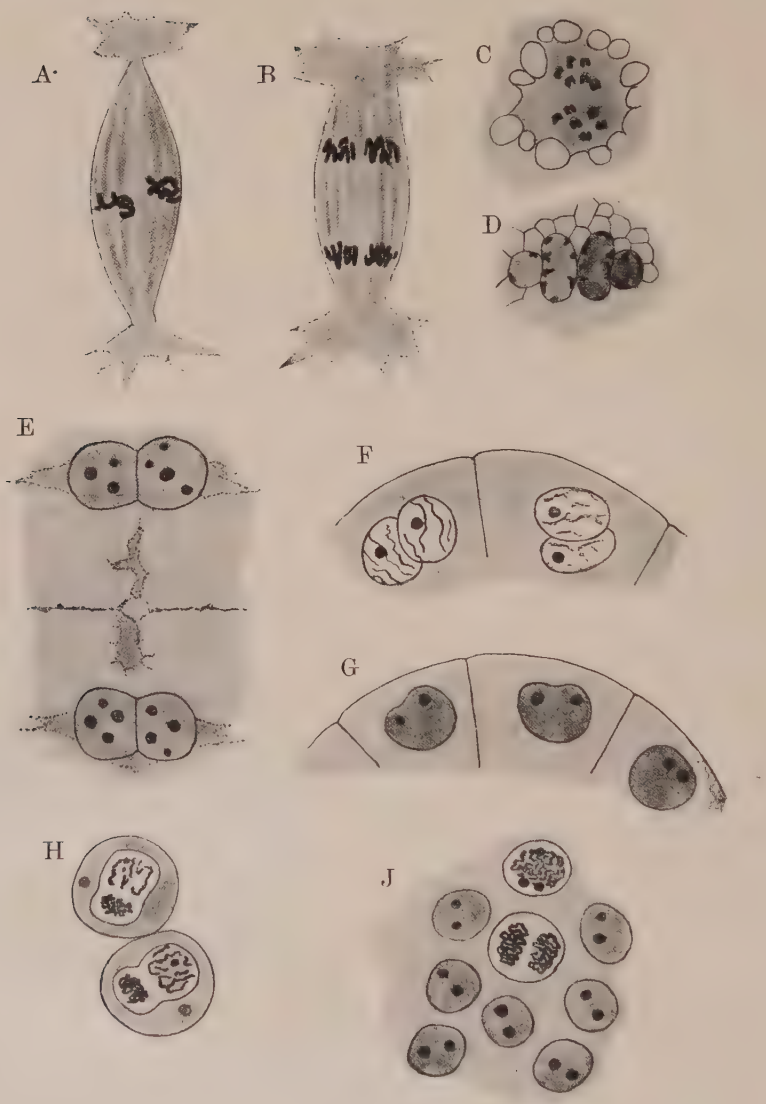
Nach Conklin (1902) liefern bei der Schnecke Crepidula die Sphären des Ei- und Samenkernes je eines der beiden Centrosomen der ersten Furchungsteilung.

Die Vorbereitung der Kernsubstanz zur ersten Teilung des nunmehr doppelkernigen Keimes (der „ersten Furchungsteilung") macht sich schon während (Ascaris, Fig. 43) oder erst nach erfolgter Kopulation bemerkbar. Speziell bei Ascaris zeigen die Chromosomen der beiden Geschlechtskerne schon vor der Kopulation eine sehr weitgehende Ausbildung, und bei diesem Objekte konnte Eduard van Beneden (1883) die fundamentale Tatsache feststellen, daß die Chromosomen von Ei- und Spermakern bei der Kopulation die gleiche Zahl und das gleiche Aussehen zeigen.

Ebenso wie im Falle von Ascaris besonders deutlich die selbständige und gleichartige Vorbereitung der Geschlechtskerne zur ersten Teilung hervortritt, so läßt sich bei einer Reihe von Formen, insbesondere bei den Kopepoden und bei einer Schnecke (Crepidula) zeigen, daß die erste Teilung von beiden Kernsubstanzen auch selbständig durchgeführt wird, so daß nicht nur im Äquatorialplatten- und Dyasterstadium (Fig. 46, A—C) deutlich zwei Gruppen von Chromosomen, eine väterliche und eine mütterliche, zu unterscheiden sind, sondern auch bei der Rekonstitution der Tochterkerne (Fig. 46, D) keine einheitlichen Kerne, sondern Doppelkerne entstehen (Fig. 46, E), die aus den beiden

[1]) Boveri, Zellen-Stud. V. Jena 1905.

Fig. 46.



Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile bei Cyclops.

A—E Erste Furchungsteilung. A Äquatorialplatte. B Dyaster. C Querschnitt durch eine Tochtergruppe. D Sukzessiver Zusammenschluß der Karyomeren zu den Gonomeren. E Gonomerer Bau der Tochterkerne. F Knäuelphase der gonomeren Kerne in früheren, G gonomerer Zustand in späteren Furchungsstadien. H Die beiden Urgeschlechtszellen. J Ausschnitt aus dem Hoden von Heterocope.

elterlichen Halbkernen oder Gonomeren zusammengesetzt sind. Auch späterhin läßt sich die gleiche Erscheinung beobachten, so daß speziell in den früheren Embryonalzellen (Fig. 46, F) und in den Urgeschlechtszellen (Fig. 46, H) mit Regelmäßigkeit der Doppelbau der Kerne oder der gonomere Kernzustand hervortritt. Bei Cyclops kommt in den späteren Stadien und sogar noch in den Ovogonien und Spermatogonien der Doppelbau der Kerne darin zum Ausdruck, daß in den jungen Tochterkernen in jeder der beiden Kernhälften die Nucleolensubstanz selbständig zur Abscheidung kommt und erstere also einen symmetrischen binucleolären Bau zeigen (Fig. 46, G, J), ein Zustand, der durch alle Übergänge mit dem ausgeprägten Doppelbau (Fig. 46, E, F) verbunden ist [1]). In älteren Kernen findet eine Verschmelzung der beiden Nucleolen statt. Die Selbständigkeit oder Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz läßt sich also vom befruchteten Ei bis zum Beginn der Wachstumsphase der Keimzellen verfolgen, und es ist bemerkenswert, daß vielfach noch bis zu den Urgeschlechtszellen ein physiologisch differenter Zustand der beiden Gonomeren, sei es eine verschiedene Färbbarkeit ihrer Konstituenten (Fig. 46, D), sei es eine verschiedene Entwickelungsphase (Fig. 46, H, wo das eine Gonomer einen dichten, das andere einen lockeren Knäuel zeigt), beobachtet werden kann [2]).

Auch bei der Eibildung anderer Tiere [3]) und bei der Ei- und Pollenbildung höherer Pflanzen wurden ähnliche Bilder gefunden, und ferner sind für verschiedene niedere Organismen Fälle von einer verspäteten Verschmelzung bzw. einer dauernden Autonomie der Sexualkerne bekannt geworden. Dies gilt für Ascomyceten, Basidiomyceten (Uredineen), Konjugaten, für Amoeba diploidea (s. unten Fig. 70) und vermutlich auch für Myxosporidien [4]).

---

[1]) Sehr schön sind speziell der binucleoläre Bau, aber auch doppelte Knäuel in jugendlichen Hoden von Kopepoden (Heterocope) zu sehen (Fig. 46, J). Über Gonomerie in Spermatocyten vgl. auch Kap. 34.

[2]) Zur Begründung der Ansicht, daß die binucleoläre Beschaffenheit junger Tochterkerne ein Kriterium für ihren gonomeren Aufbau darstellt, vgl. auch Haecker 1907 (s. Kap. 5, S. 49), S. 32.

[3]) Vgl. bes. A. Dehorne, Arch. Zool. Exp. (5), T. 9, 1912 (Spermatogonien verschiedener Würmer); E. Reuter, Merokinesis, Acta Soc. Scient. Fennicae, T. 37, 1909 (Furchungsteilungen einer Milbe). Dehorne glaubt, daß in der Gonomeriehypothese eines der Grundgesetze der Entwickelung der geschlechtlichen Organismen zum Ausdruck kommt. Boveri (Arch. Zellf., Bd. 3, 1909, S. 261) nennt die Gonomeriehypothese einen Spezialfall der Individualitätshypothese (s. Kap. 32).

[4]) Vgl. für Basidiomyceten (Uredineen) Blackman (Ann. Bot., Vol. 18, 1904), Blackman u. Fraser (Ebenda, Vol. 20, 1906), Christman (Bot. Gaz. 1905; Trans. Wiscons. Ac. 1907); für Ascomyceten (Pyronema) Claussen (Ber. bot. Ges. 1907; Zeitschr. f. Bot., 4. Jahrg., 1912); für Konjugaten Klebahn (Ber. bot. Ges. 1888); für Amoeba Hartmann u. Nägler (Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1908), Hartmann, Verh. D. zool. Ges. 1914 (siehe unten Fig. 70); für Myxosporidien Schröder (Arch. Prot. 1907). Vgl. auch die Angaben von Miss Ferguson (Proc. Wash. Ac. sc., Vol. 6, 1904) für Pinus.

Angesichts aller dieser Befunde wird man also die Befruchtung nicht, wie dies früher üblich war, als einen Verschmelzungsprozeß bezeichnen dürfen, vielmehr handelt es sich offenbar um die Schaffung eines zweikernigen Zustandes, um die Paarung zweier Kerne meist verschiedener Abkunft in einer einzigen Zelle.

Bei einer Reihe von Metazoen (Rotatorien, Entomostraken, zahlreichen Insekten) ist in bestimmten Generationen der Befruchtungsakt sekundär unterdrückt worden. Die Vermehrung durch unbefruchtete Eier wird in diesen Fällen als Parthenogenesis (Parthenogonie, Jungfernzeugung) bezeichnet.

Die Eier zahlreicher Tiere (Seeigel, Seesterne, Anneliden, Mollusken, Schmetterlinge, Neunaugen und Frösche) können durch Agenzien verschiedener Art zur Entwickelung ohne natürliche Befruchtung veranlaßt werden (künstliche Parthenogenesis). Es kommen in Betracht hypertonisches, d. h. durch Zusatz von Salzen ($MgCl_2$, KCl, NaCl usw.) verändertes Seewasser, Säuren (CO_2, Fettsäuren), Alkalien, Narkotika, verschiedene Sera, ferner Temperaturänderungen und mechanische Reizung durch Schütteln, Bürsten oder Einstechen. Vielfach verläuft die Entwickelung abnorm oder es werden nur Ansätze gemacht. Doch wurden bei Seeigeln auch typische Larven-(Pluteus-)Stadien (Loeb) und später bei Seeigeln, Seesternen und Fröschen sogar die vollkommene Metamorphose (Delage, Bataillon) erzielt.

Dieselbe Wirkung wie die genannten Agenzien und Eingriffe kann auch Befruchtung mit artfremdem Sperma ausüben. Werden Seeigeleier mit dem Samen von Mollusken (Mytilus u. a.) oder Anneliden (Chaetopterus, Audinia) befruchtet, so kopulieren die Kerne, aber das väterliche Chromatin wird früher oder später aus den Kernteilungsprozessen ausgeschaltet, so daß die Entwickelung, die in vielen Fällen das Pluteusstadium erreicht, als eine künstlich parthenogenetische aufzufassen ist [1]).

Fast genau wie artfremdes Sperma wirkt Sperma der eigenen Art, das vor der Befruchtung mit Radium (Radiumbromid oder Mesothorium) bestrahlt worden ist, und zwar bei Seeigel, Frosch, Wassersalamander (Triton) und Forelle. Auch hier wird die Substanz des Samenkernes schon bei der ersten oder zweiten Furchungsteilung eliminiert und die Entwickelung des Embryos zur Larve erfolgt durchaus unter dem Einfluß der mütterlichen Kernsubstanz [2]). Ähnliche

[1]) Kupelwieser 1909, 1912; Baltzer 1910; Godlewski 1911. Über die Bezeichnung „falsche Bastarde", welche für solche Larven angewandt würde, siehe Kap. 21.

[2]) Dies zeigt sich speziell beim Wassersalamander darin, daß in den somatischen Kernen nur die halbe (haploide) Chromosomenzahl auftritt (s. unten Kap. 9) und daß die Kerne in den verschiedensten Zellen auffällig kleiner als bei gleichaltrigen Kontrollarven sind. Vgl. im übrigen die Arbeiten im Arch. mikr. Anat., II. Abt., von Paula Hertwig, Bd. 77, 1911 (Ascaris), Bd. 81, 1913 (Frosch); Günther Hertwig, Bd. 79, 1912 (Seeigel); Oskar Hertwig, Bd. 82, 1913, S. 52 (Triton); Oppermann, Bd. 83, 1913 (Forelle), ferner O. Hertwig 1912.

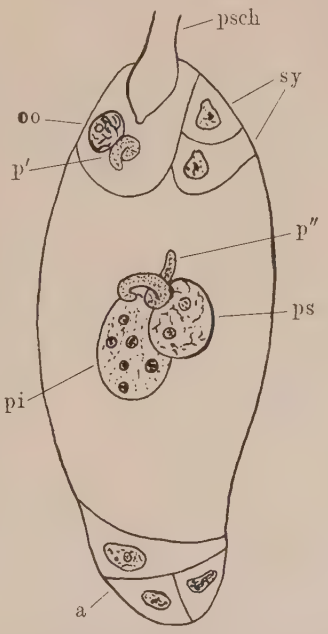
Wirkungen wie durch Bestrahlung werden bei Fröschen, Fischen und Seeigeln auch durch Behandlung des Spermas mit verschiedenen Chemikalien, besonders Methylenblau, Chloralhydrat oder Strychnin, hervorgerufen [1]).

Es wurde in diesem und dem vorhergehenden Kapitel in erster Linie die Entwickelung der Geschlechtszellen und der Befruchtungsprozeß der vielzelligen Tiere oder Metazoen dargestellt. Mit wenigen Worten soll hier noch auf die homologen Erscheinungen bei den Metaphyten und bei den Einzelligen eingegangen werden.

Speziell bei den angiospermen Phanerogamen nimmt der eigentliche Eibildungsprozeß von einer als Embryosack bezeichneten Zelle seinen Ausgang. Der Kern dieser Zelle liefert auf Grund von drei aufeinander folgenden Teilungsschritten acht Kerne, von welchen sich je drei an jedem Ende des Embryosackes zusammen mit kleinen Plasmaportionen vom übrigen Embryosackplasma abtrennen und die Eizelle, die beiden Synergiden (Gehilfinnen) und die drei Antipodenzellen (Gegenfüßlerinnen) darstellen (Fig. 47, *oo*, *sy*, *a*). Die beiden übrigen Kerne, der sogenannte obere und untere Polkern (*ps*, *pi*), legen sich in der Mitte des Embryosackes zum sekundären Embryosackkern zusammen.

Im männlichen Geschlecht teilt sich die Pollenmutterzelle rasch hintereinander zweimal und liefert die vier Pollenkörner (Pollenzellen). Innerhalb jedes Pollenkorns findet noch innerhalb der Anthere eine abermalige Teilung statt, welche zur Bildung einer (primären) generativen und einer vegetativen Zelle führt. Nach erfolgter Bestäubung wächst das Pollenkorn zum Pollenschlauch aus, während auf Grund eines vierten Teilungsschrittes die generative Zelle zwei sich völlig gleichende generative Zellen liefert.

Fig. 47.



Doppelte Befruchtung bei Lilium. Nach Guignard.

psch Pollenschlauch. *oo* Eizelle. *sy* Synergiden. *ps* und *pi* oberer und unterer Polkern. *a* Antipoden. *p'*, *p''* die beiden männlichen Kerne.

Auf die in stammesgeschichtlicher Hinsicht sehr interessanten Verhältnisse bei den Gymnospermen, besonders bei Ginkgo biloba und Cycas, sowie bei den Gefäßkryptogamen kann hier nicht eingegangen werden. Es sei nur erwähnt, daß bei Ginkgo, Cycas und den Farnen die beweglichen männlichen Fortpflanzungszellen (Spermatozoide, Antherozoide) starke Anklänge an die Spermatozoen der vielzelligen Tiere zeigen.

Der eigentliche Befruchtungsakt vollzieht sich speziell bei den Lilien, einem der klassischen Objekte der botanischen Zeugungslehre, in der Weise, daß der eine der generativen Kerne (Fig. 47, *p'*) in die Eizelle eindringt und sich mit dem Eikern verbindet, während der andere (*p''*) mit dem sekundären Embryosackkern die Kopulation ausführt. Es findet also eine doppelte Kernkopulation statt. Die eine bildet den Ausgangspunkt für die Entstehung des eigentlichen Embryos, die zweite führt zur Bildung des Ernährungsapparates der Eizelle, des Albumens oder Endosperms.

---

[1]) O. Hertwig, Sitzungsber. Akad. Wiss., Berlin 1912, S. 565; 1913; Günther u. Paula Hertwig, Arch. mikr. Anat., Bd. 83, II. Abt., 1913, S. 297.

Dem Befruchtungsakt der höheren Tiere und Pflanzen entspricht bei den einzelligen Organismen in der Regel die Verbindung zweier Individuen, die Konjugation im weiteren Sinne. Die Verbindung kann zu einer dauernden und totalen Verschmelzung der beiden Paarlinge oder Gameten und ihrer Kerne führen. Man spricht dann von einer Karyoplasmogamie oder Kopulation und nennt das Verschmelzungsprodukt eine Zygote. Oder es kann die Verbindung eine vorübergehende sein und nur einen Austausch von Kernen im Gefolge haben, dann liegt eine reine Karyogamie oder Konjugation im engeren Sinne vor. Dieser Fall ist bei den meisten Infusorien verwirklicht, insofern hier der Mikronucleus oder Geschlechtskern jedes Paarlings nach zweimaliger vorbereitender Teilung [1]) auf Grund eines dritten Teilungsvorganges zwei generative Kerne liefert, den stationären Kern und den Wanderkern. Der Wanderkern jedes Paarlings tritt in den anderen Paarling über und vereinigt sich mit dem stationären Kern des letzteren. Hierauf findet die Loslösung der beiden Gameten statt.

Die Befruchtungsvorgänge der Einzelligen zeigen noch in anderer Hinsicht mancherlei Verschiedenheiten. Insbesondere können die Gameten entweder gleich groß sein und werden dann Isogameten genannt (z. B. bei den Infusorien), oder es treten nach Größe, Form und Beweglichkeit geringere oder stärkere Unterschiede hervor, in welchem Falle man die mehr eiähnlichen Makrogameten von den spermatozoenartigen Mikrogameten unterscheidet (z. B. bei den Coccidien). Der Befruchtungsprozeß wird in ersterem Falle als Isogamie (Homogamie), in letzterem als Anisogamie (Heterogamie) bezeichnet.

In einigen Fällen (Actinosphaerium u. a.) sind die Gameten Schwesterzellen, in anderen (Entamoeba) besteht der Befruchtungsakt sogar nur in Verbindung von zwei Kernen, die aus dem einzigen Kern einer Zelle durch Teilung entstanden sind und vor ihrer Vereinigung noch vorbereitende Teilungen durchlaufen. Beide Befruchtungsmodi werden als Autogamie zusammengefaßt [2]).

Literaturverzeichnis zu Kapitel 7.

Ballowitz, E., Unters. über die Struktur der Spermatozoen. I. Arch. mikr. Anat., Bd. 32, 1888 (Vögel). III. Ebenda, Bd. 36, 1910 (Fische, Amph., Rept.).

Baltzer, F., Über d. Bez. zw. dem Chromatin u. d. Entw. u. Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. Zellf., Bd. 5, 1910.

Bataillon, E., Le problème de la fécondation etc., Arch. Zool. Exp. (5), T. 6, 1910 (vgl. Arch. Entw. Mech., Bd. 28, 1909).

Beneden, E. van, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. Biol., Vol. 4, 1883.

Boveri, Th., Zellenstudien, Heft 2. Jena 1888.

—, Das Problem der Befruchtung. Jena 1902.

—, Zellenstudien, Heft 6. Jena 1907.

Conklin, E., Karyokinesis and Cytokinesis etc. of Crepidula. Journ. Acad. Philadelph. (2), Vol. 12, 1902.

Delage, Y., Mehrere Arbeiten in Arch. Zool. Exp. (3), T. 7, 9, 10 und (4), T. 7, 1899—1908, sowie ein Sammelreferat in Verh. VIII. Intern. Zool. Kongr. (1910) 1912.

Fick, R., Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 56, 1893.

Godlewski, E., Studien über die Entwickelungserregung. Arch. Entw. Mech., Bd. 33, 1911.

---

[1]) Siehe 10. Kapitel, Fig. 68.

[2]) R. Hertwig, Abh. bayr. Akad. Wiss., Bd. 19, 1898 (Actinosph.); F. Schaudinn, Arb. Kais. Gesundheitsamt, Bd. 19, 1903 (Entamoeba) u. a. Vgl. jedoch Hartmann u. Withmore, Arch. Prot., Bd. 24, 1912, S. 192.

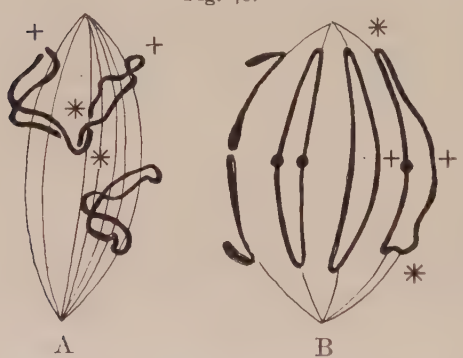
Haecker, V., Über die Selbständigkeit der väterl. und mütterl. Kernbestandteile usw. Arch. mikr. Anat., Bd. 46, 1896.
—, Über das Schicksal der elterl. und großelterl. Kernanteile. Jen. Zeitschr., Bd. 37, 1902 (sowie Jena 1902).
Held, H., Unters. über d. Vorgang d. Befruchtung. I. Arch. mikr. Anat., Bd. 89, II, 1916.
Hertwig, O., Beitr. z. Kenntnis der Bildung, Befr. und Teilung des tier. Eies. I. Morph. Jahrb., Bd. 1, 1875.
—, Disharmon. Idioplasmaverbindungen u. ihre Folgen. Scientia, Bd. 12, 1912.
—, Versuche an Tritoneiern über d. Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf d. tier. Entw. Arch. mikr. Anat., Bd. 82, II, 1913.
Korschelt, E., u. Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte. Jena 1892—1910.
Kostanecki u. Wierzejski, Über das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Arch. mikr. Anat., Bd. 42, 1896.
Kupelwieser, H., Entwickelungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. Entw. Mech., Bd. 27, 1909 (vgl. auch Biol. Centralbl., Bd. 26, 1906).
—, Weit. Unters. über Entwickelungserregung durch stammfremde Spermien. Arch. Zellf., Bd. 8, 1912.
Lang, A., Lehrb. der vergl. Anatomie, 2. Aufl., 2. Lief. Protozoa. Jena 1901.
Lillie, F. R , Studies on Fertilization. I. II. J. Morph., Vol. 22, 1911; III. IV. J. Exp. Zool., Vol. 12, 1912; V. J. Exp. Zool., Vol. 14, 1913.
Loeb, J., Verschiedene Arbeiten im Am. J. Phys., Bd. 3 bis 6, 1899—1906.
Meves, F., Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. mikr. Anat., Bd. 54, 1899.
—, Verfolgung des sogen. Mittelstückes usw. Arch. mikr. Anat., Bd. 80, II, 1912.
Retzius, G., Biolog. Unters. N. F., XV, 1910; XVI, 1911.
Rückert, J., Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz usw. Arch. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.
—, Über Polyspermie. Anat. Anz., Bd. 37, 1910.
Stricht, O. van der, La formation des deux globules polaires etc. chez. Thysanozoon. Arch. Biol., Vol. 15, 1898.
Waldeyer, W., Die Geschlechtszellen. Kap. 7, S. 73.
Wilson, E. B., u. Matthews, A. P., Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg. Journ. Morph., Vol. 10, 1895.
Winkler, H., Die Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich. Jena 1920.

Achtes Kapitel.

Die Chromosomen in den generativen Zellen. Heterotypische Teilung und Heterochromosomen.

In den Kernteilungen, welche sich innerhalb des Zyklus der generativen Zellen abspielen, zeigen die Chromosomen vielfach ein anderes Aussehen und Verhalten als in den Mitosen somatischer Gewebe, z. B. der Epidermis des Feuersalamanders. Es ist nun möglich, alle diese Varianten, von denen einige auch in der Vererbungstheorie eine Rolle spielen, unter einem einheitlichen Gesichtspunkte zusammenzufassen.

Fig. 48.



Heterotypische Teilung im Salamanderhoden. Nach Flemming.

Ebenso wie Flemming zum erstenmal (1879) den Verlauf einer typischen somatischen Kernteilung in nahezu lückenloser Weise dargestellt hat, so rühren von ihm auch die ersten eingehenden Beobachtungen über eine besondere, in generativen Zellen vorkommende Modifikation her (1887). Es handelt sich um die heterotypische Kernteilung im Salamanderhoden, einen Modus, der von den Kernteilungen der Salamanderepidermis durch eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten unterschieden ist. Hier sei nur erwähnt, daß in den Prophasen die Chromosomen nicht in der „normalen", für die somatischen Mitosen des Salamanders charakteristischen Zahl (24), sondern nur in der halben Zahl (12) zur Ausbildung gelangen, ferner, daß ihre Spalthälften an den Enden miteinander verklebt sind und auf diese Weise Ringe bilden, und daß sie außerdem vielfache Verschlingungen, Überkreuzungen und sonstige Abweichungen vom Parallelismus zeigen (Fig. 48, A). Sehr charakteristisch ist sodann das Fehlen eines regelmäßigen Aster- oder Äquatorialplattenstadiums und die lange

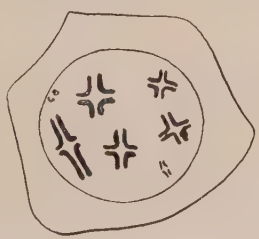
Dauer des „metakinetischen Tonnenstadiums“, in welchem die Ringe an der Außenfläche der achromatischen Spindel parallel zu deren Längsachse gespannt und gestreckt erscheinen, so daß sie zusammen eine korb- oder tonnenförmige Figur bilden (Fig. 48, B). Endlich zeigen die Tochterchromosomen während der dizentrischen Wanderung eine deutliche sekundäre Längsspaltung.

Noch ehe man sich über die Homologie der von Flemming im Salamanderhoden beobachteten Teilungsvorgänge[1]) mit den beiden Reifungsteilungen der tierischen Eier klar geworden war, wurden auch bei letzteren sehr merkwürdige Chromosomenformen beobachtet, und zwar hauptsächlich in demjenigen gewöhnlich sehr lange dauernden prophasischen Stadium, welches durch die lose, vielfach wandständige Verteilung der bereits vollständig individualisierten Chromosomen innerhalb des Kernraumes ausgezeichnet ist und jetzt allgemein die Bezeichnung Diakinese[2]) führt. So wurden für die Eireife verschiedener Arthropoden, Nematoden und Mollusken schon durch Carnoy und Boveri[3]) sehr mannigfaltige Chromosomentypen festgestellt, und bald darauf wurden die quergekerbten Doppelstäbchen der Kopepoden (Fig. 18, b; 63, A), die Vierergruppen (oder Tetraden) in den Spermatocyten der Maulwurfsgrille (Gryllotalpa) und in den Ovocyten mancher Kopepoden (Fig. 49), die Überkreuzungsfiguren im Keimbläschen der Haie (s. unten Fig. 63, A) und die Kreuze in den Spermatocyten der Hemipteren (Fig. 50) entdeckt, lauter Chromosomentypen, welche in der späteren, ins Ungeheure anschwellenden Reifungsliteratur immer wieder beschrieben worden sind. Bald konnte auch in überzeugender und endgültiger Weise, speziell bei den Kopepoden, die Homologie der diakinetischen Überkreuzungsfiguren, Doppelstäbchen, Vierergruppen oder Tetraden und Ringe festgestellt werden[4]), nachdem sich schon vorher nahe Beziehungen zwischen

Fig. 49.

Erste Reifungsteilung von Heterocope Weismanni. Nach Matscheck.

Fig. 50.



Kreuzfiguren in den Spermatocyten von Syromastes. Nach Groß.

---

[1]) Der im Salamanderhoden auf die heterotypische Teilung folgende, ebenfalls durch bestimmte Merkmale gekennzeichnete Teilungsschritt ist von Flemming als homöotypische Mitose beschrieben worden.

[2]) *διά* auseinander, *κίνησις* Bewegung (Haecker, Biol. Centralbl., Bd. 17, 1897, S. 701).

[3]) Vgl. Carnoys Arbeiten i. d. Zeitschrift Cellule (1885—1886) und Boveri 1890.

[4]) Rückert 1894.

den in der Ei- und Samenreife beobachteten Vierergruppen zu den prophasischen Chromosomen des Salamanderhodens ergeben hatten[1]).

Während so zunächst für die Metazoen die Homologie der Reifungsteilungen und der dabei auftretenden Chromosomentypen mit immer größerer Deutlichkeit hervortrat, mehrten sich andererseits die Beobachtungen, wonach auch an anderen Stellen des generativen Zellenzyklus Mitosen mit heterotypischem Charakter auftreten. Die ersten Befunde betrafen die Kernteilungen der Keimbahnzellen von Ascaris (Fig. 51, sowie S. 52, Fig. 26), auf deren Übereinstimmung mit der heterotypischen Teilung des Salamanderhodens schon E. van Beneden aufmerksam gemacht hatte, sowie die frühen Furchungsteilungen und die Bildung der Urgeschlechtszellen bei Cyclops (Fig. 52)[2]). Aber auch in somatischen Geweben wurden unter pathologischen Verhältnissen[3]) Bilder gefunden, welche starke Anklänge an die heterotypische Teilung des Salamanderhodens oder an die diakinetischen Phasen und Tetraden der Ei- und Samenreife zeigen: so wurden bei verschiedenen Säugern in bösartigen Geschwülsten ringförmige Chromosomen und tonnenförmige Kernteilungsbilder gefunden[4]) (Fig. 53), und ebenso konnte gezeigt werden, daß bei künstlicher Reizung von embryonalen und fertigen Gewebszellen (z. B. durch Ätherisierung)[5]) oder auch bei infektiöser Erkrankung der Gewebe die Chromosomen die Form von typischen Vierergruppen annehmen (Fig. 54)[6]). Als normale Vorkommnisse seien noch die bei den Teilungen der Radiolarien auftretenden Überkreuzungsfiguren und Doppelstäbchen (Fig. 55)[7]), sowie die in embryonalen pflanzlichen Geweben (Endosperm und Wurzelspitze von Vicia) beobachteten Überkreuzungen[8]) erwähnt.

Fig. 51.

Heterotypische Teilung im Ascariei. Nach E. van Beneden.

[1]) Haecker 1892, S. 189.

[2]) Über Tetraden in Ovogonien von Schwämmen vgl. M. Jörgensen, Arch. Zellf., Bd. 4, 1903, S. 203.

[3]) Auch die in somatischen Zellen des Salamanders gelegentlich auftretenden Tetraden (Della Valle 1907) sind pathologischer Natur.

[4]) Vgl. Farmer, Moore und Walker 1904; Scientific reports Cancer Research Fund Nr. 1; Haecker, Biol. Centralbl., Bd. 24, 1904.

[5]) Vgl. Haecker 1907; J. Schiller, Arch. Entw.-Mech., Bd. 27, 1909.

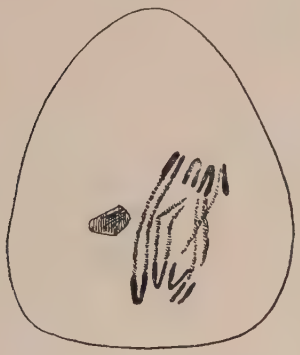
[6]) Nach Beobachtungen von Frl. O. Krimmel bei Cyclops.

[7]) Haecker, Verh. Zool. Ges. 1907; Zool. Anz., Bd. 34, 1909.

[8]) Buscalioni, Ann. Ist. Bot. Roma, Vol. 7, 1898; Lundegård, Jahrb. wiss. Bot., Bd. 48, 1910, Taf. 6, Fig. 5. Vgl. auch Gates, Ann. Bot., Vol. 26, 1912, S. 1003 (heterotypische Formen im Nucellus von Oenothera).

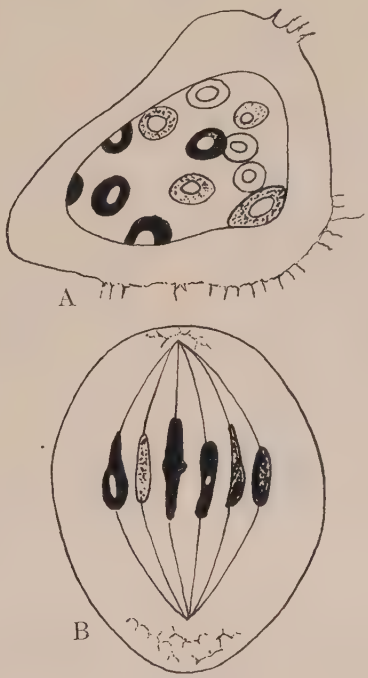
Im ganzen darf man heute sagen, daß in der heterotypischen Teilung des Salamanderhodens eine Anzahl von Erscheinungen zusammengehäuft ist, welche zum allergrößten Teil auch bei anderen Teilungsschritten vorkommen, und daß die heterotypische Teilung des Salamanderhodens einen Spezialfall, genau gesagt, einen Grenzfall eines auch sonst weit verbreiteten, von den gewöhnlichen Mitosen durch eine Reihe von Merkmalen unter-

Fig. 52.



Heterotypische Teilung in der Urgeschlechtsmutterzelle von Cyclops.

Fig. 53.



Ringfiguren aus einem Plattenepithelkarzinom der Katze (A) und einem Epitheliom der Maus (B). Nach Farmer, Moore und Walker.

Fig. 54.

Vierergruppen im ätherisierten Cyclopsei. Nach Schiller.

schiedenen Teilungsmodus darstellt[1]). Man kann also von heterotypischen Mitosen im weiteren Sinne des Wortes oder mit Strasburger von allotypischen Mitosen sprechen und darunter alle Teilungen mit einzelnen ausgesprochen heterotypischen Merkmalen verstehen.

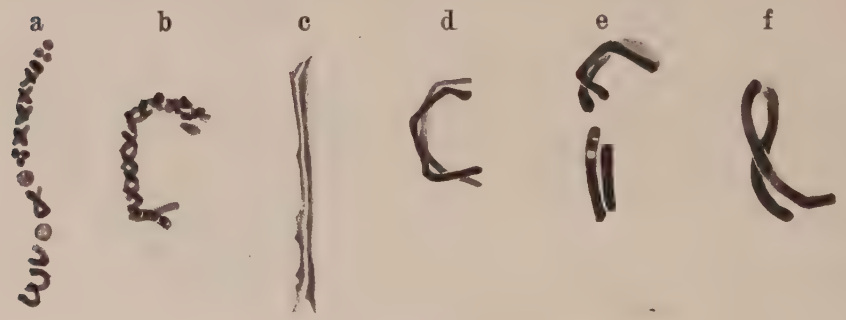
Im speziellen kann man die euheterotype Mitose mit echten Tonnenfiguren (Fig. 48), die diakinetische Mitose mit Doppelfäden und Überkreuzungsfiguren

[1]) Vgl. Haecker 1907, sowie Bonnevie 1908, 1911.

in den früheren (s. unten Fig. 63, A, B) und mit verkürzten Doppelfäden (Fig. 18, b; 63, C, D), Ringen (Fig. 49, 53; 63, C, D), Vierergruppen oder Tetraden (Fig. 49, 54), Kreuzen (Fig. 50) in den späteren Phasen und die deutheterotype Mitose, welche nur mehr oder weniger starke Anklänge an die heterotypische Teilung das Salamanderhodens zeigt und außerhalb der Reifungsperiode angetroffen wird, unterscheiden.

Wenn man sich den gemeinsamen Charakter aller derjenigen Zellen zu vergegenwärtigen sucht, in welchen normalerweise derartige Teilungsprozesse vorkommen, so gelangt man schließlich zu der Auffassung, daß das Auftreten des heterotypischen Teilungsmodus im weiteren Sinne den Ausdruck eines nicht oder nur wenig differenzierten (embryonalen) Zustandes der Zelle darstellt. Im speziellen läßt sich diese Vorstellung sehr gut mit den von verschiedenen Seiten geäußerten Anschauungen in Einklang bringen, wonach die charakteristischen Eigentümlichkeiten der bösartigen Geschwülste, deren Kernteilungen nach Obigem ebenfalls heterotypische

Fig. 55.



Chromosomenbildung bei Aulacantha.

Charaktere aufweisen können, auf einer Entdifferenzierung oder Zurückdifferenzierung der Zellen beruhen[1]).

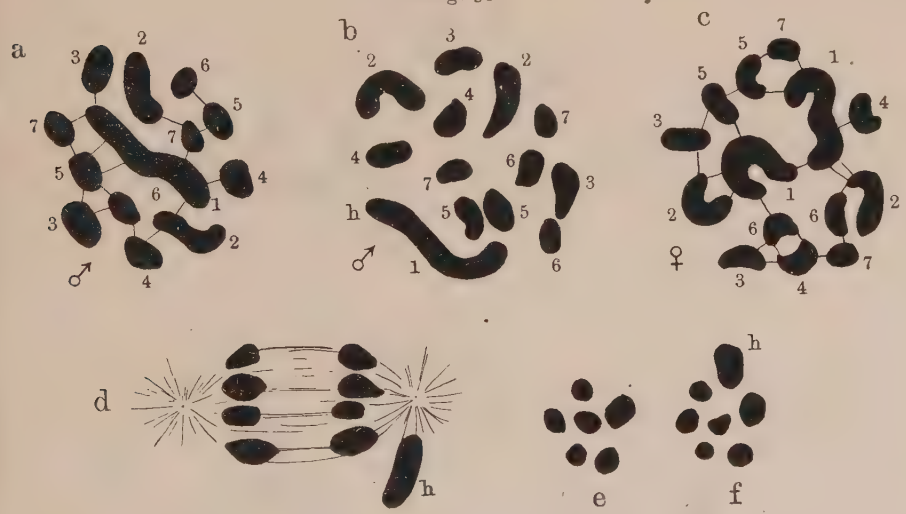
Andere Chromosomentypen, welche nicht speziell dem Kreise der heterotypischen Erscheinungen angehören dürften, wohl aber auch bei den Teilungen der Keimzellen und besonders in der Reifungsperiode zutage treten, sind die Heterochromosomen. Von Henking (1891) zuerst bei der Samenbildung der Feuerwanze (Pyrrhocoris) festgestellt, sind diese Gebilde namentlich durch die amerikanischen Zellforscher bei den Hemipteren und Orthopteren genauer untersucht und weiterhin bei Libellen, Käfern, Dipteren (Drosophila), Myriapoden, Spinnen, Kopepoden, sowie bei Nematoden mit Sicherheit nachgewiesen worden[2]). Es handelt sich um Chromosomen, die durch ihre Größen-

[1]) Vgl. D. v. Hansemann, Studien über Spezifität usw., Jena 1903; R. Hertwig, Festschr. f. Haeckel, Jena 1904; Haecker, Biol. Centralbl., Bd. 24, 1904.

[2]) Vgl. außer den Schriften von Montgomery, Wilson, McClung die Zusammenstellung bei Schleip (bis 1911), ferner C. Mulsow, Arch. Zellf., Bd. 9, 1912 (Nematoden); Ch. W. Metz, Journ. Exp. Zool., Vol. 21, 1916; Amer. Naturalist, Vol. 50,

und Formverhältnisse, durch ihre abweichende Färbbarkeit und durch ihr Verhalten während der Teilung gegenüber den anderen Chromosomen gekennzeichnet sind. Sie haben entweder den Charakter von Monosomen, d. h. von besonders langen, wurmförmigen Chromosomen, welche in den spermatogonialen Teilungen der Hemipteren in der Einzahl (Fig. 56, a, b, 1), in den ovogonialen Teilungen zu zweien (c, 1, 1) auftreten, und welche im männlichen Geschlecht bei der zweiten Reifungsteilung (d, *h*) ungeteilt der einen Spermatide zugewiesen werden, so daß die beiden aus der zweiten Teilung resultierenden Spermatiden eine ungleiche Chromosomenzahl erhalten (e, f).

Fig. 56.



Doppelte Chromosomengarnitur bei Protenor belfragei. Nach Wilson.

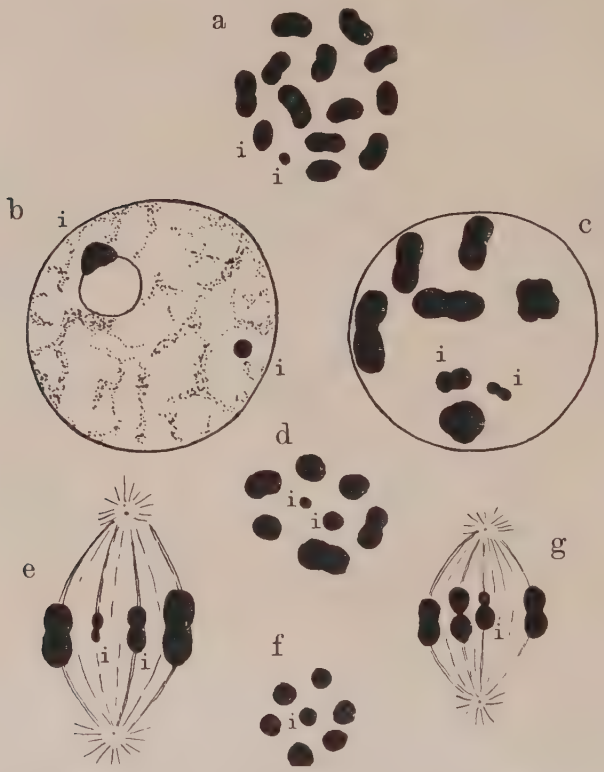
a, b Spermatogoniale Chromosomengruppen mit einem Monosom. c Ovogoniale Gruppe mit zwei Monosomen. In allen drei Gruppen sind die paarweise zusammengehörigen Chromosomen durch gleiche Buchstaben bezeichnet; das lange Chromosom 1 bzw. *h* (beim ♂ in der Ein-, beim ♀ in der Zweizahl) stellt das unpaare Heterochromosom (Monosom) dar. d Spätere Phase der zweiten Spermatocytenteilung. e, f Schwestergruppen in Polansicht (derselben Spindel entstammend).

Oder man findet neben den gewöhnlichen Chromosomen zwei kleine, ungleich große Elemente, die sogenannten Idiochromosomen (Fig. 57, a, b, c, *i*, *i*), die beim ersten Teilungsschritt der Reifungsperiode genau wie die übrigen Chromosomen gespalten werden (d, e), im zweiten dagegen nach vorübergehender Aneinanderlegung (g) auf die beiden Spermatiden verteilt werden, so daß auch in diesem Falle wieder Spermatiden mit ungleichem Chromosomenbestand gebildet werden. In einem dritten Falle endlich liegen zwei kleine,

1916 (Dipteren); J. Seiler, Arch. Zellf., Bd. 13, 1914 (Lepidopt.). Über unsichere Vorkommnisse bei Pflanzen vgl. Schleip, S. 253; Nawaschin, Ber. D. Bot. Ges., Bd. 29, 1911 (Tradescantia); Gates u. Thomas, Qu. Journ. Micr. Sc., Vol. 59, 1914, S. 548 (Oenothera). Siehe ferner Kap. 35.

aber gleich große Chromosomen, die Mikrochromosomen, vor (Fig. 58, a—c, *m*), welche beim ersten Teilungsschritt (e) auf die beiden Samentochterzellen (Spermatocyten zweiter Ordnung) verteilt werden. Da sie sich vor der zweiten Teilung durch Spaltung verdoppeln (g) und ihre Tochterelemente in der gewöhnlichen Weise auf die Schwesterzellen verteilt werden, so erhalten in diesem Falle

Fig. 57.



Spermatogenese von Lygaeus turcicus. Nach Wilson.

a Spermatogoniale Metaphase. b Spermatocytenkern aus der Wachstumsphase. c Aus der Diakinese. d und e Metaphase der ersten Teilung in Pol- und Seitenansicht. f und g Metaphase der zweiten Teilung in Pol- und Seitenansicht. *i*, *i* Idiochromosomen.

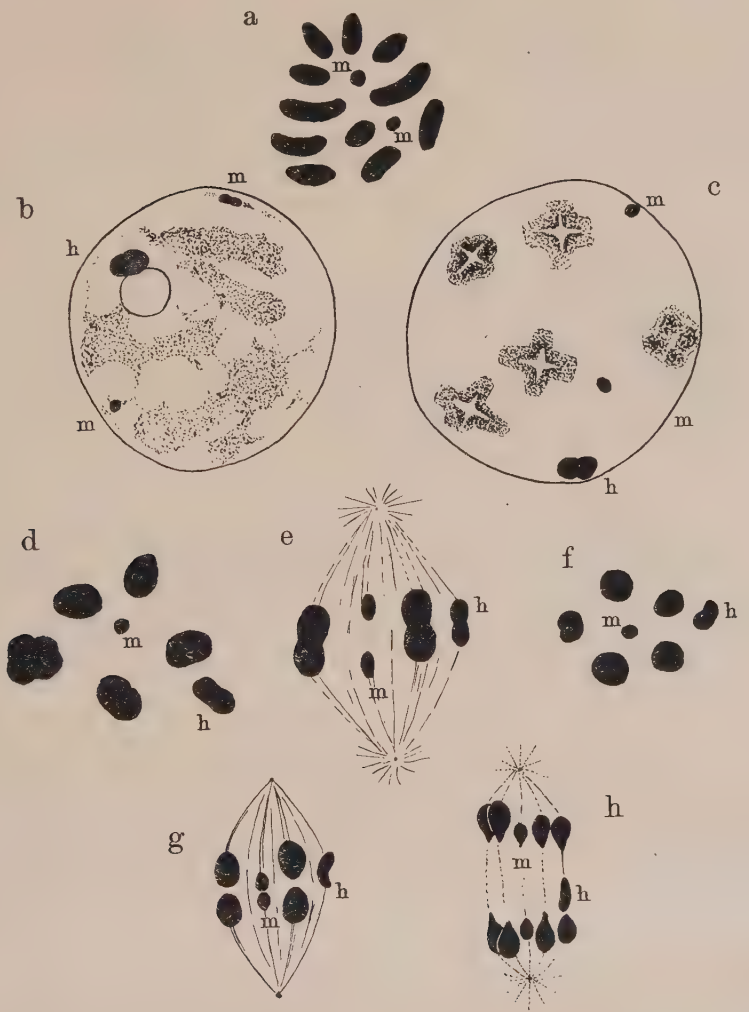
sämtliche Spermatiden einen völlig gleichen Chromosomenbestand, wofern nicht, wie z. B. im Falle von Alydus, neben den Mikrochromosomen noch ein unpaares Monosom (*h*) auftritt (Fig. 58, h).

Die drei Fälle finden sich z. B. in der Spermatogenese von drei Hemipteren, einer Protenor-, Lygaeus- und Alydusart (Fig. 56, 57, 58) verwirklicht. Bei letzterer Form kommt, wie erwähnt, außer den Mikrochromosomen noch ein Monosom vor.

Die Geschichte der Heterochromosomen ist trotz vieler sehr gründlicher Untersuchungen in mancher Hinsicht noch wenig auf-

geklärt, insbesondere besitzen wir nur sehr wenige Angaben über das Auftreten und Verhalten dieser Gebilde außerhalb der Vermehrungs- und Reifungsperiode, speziell auch in den früheren Etappen der Keim-

Fig. 58.



Spermatogenese von Alydus pilosulus. Nach Wilson.

a Spermatogoniale Metaphase. b Spermatocytenkern aus der Wachstumsphase: das Monosom *h* ist dem Nucleolus (Plasmosom) angelagert. c Spermatocytenkern in der Diakinese. d und f Metaphase der 1. bzw. 2. Teilung in Polansicht. e und g Beginn der Anaphase der 1. bzw. 2. Teilung. h Anaphase der 2. Teilung. *m*, *m* Die Mikrochromosomen.

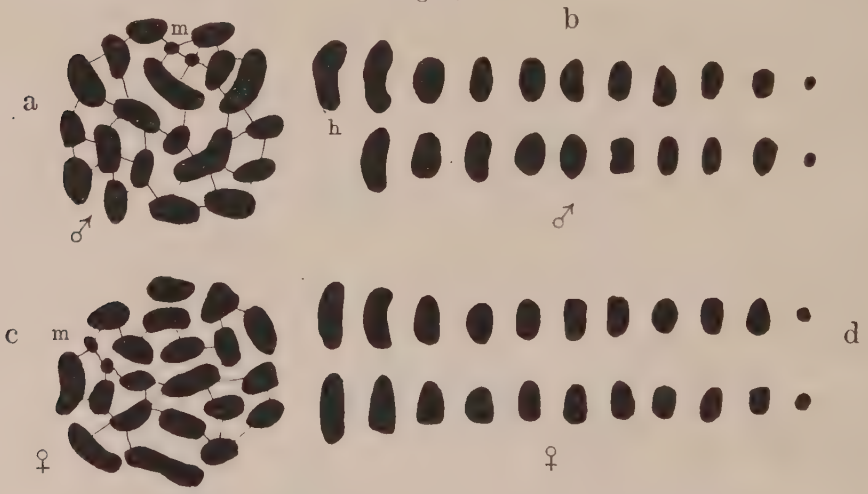
bahn und in den somatischen Zellen. Bemerkenswert dürfte in dieser Hinsicht sein, daß bei einer vielleicht hybriden Kopepodenform, Cyclops distinctus, welche in den Vorstadien der Eireife fünf ge-

wöhnliche, doppelwertige Chromosomen und ein Heterochromosom aufweist, während der Furchungsteilungen elf gleich große und gleichgestaltete Elemente beobachtet werden [1]).

Auf die mutmaßliche Bedeutung der Heterochromosomen, insbesondere auf die ihnen zugeschriebene Rolle bei der Geschlechtsbestimmung, wird später [2]) zurückzukommen sein, hier sei nur die Frage berührt, ob nicht für die Heterochromosomen dasselbe gilt wie für den heterotypischen Teilungsmodus, nämlich daß sie als Grenzfall einem weiteren Kreise von Erscheinungen einzureihen sind.

Es ist hier zu sagen, daß gerade bei einigen Hemipteren und Orthopteren, also bei Vertretern derjenigen Tiergruppen, welche die

Fig. 59.



Doppelte Chromosomengarnitur von Anasa tristis. Nach Wilson.

a und c Spermatogoniale und ovogoniale Gruppe. b und d Die gleichen Chromosomen paarweise angeordnet (*h* das Monosom, *m* die Mikrochromosomen).

Heterochromosomen in besonders deutlicher Weise hervortreten lassen, die Chromosomen der Ovogonien und Spermatogonien ihrer Größe nach vielfach eine Reihe bilden, derart, daß immer zwei Chromosomen von der gleichen Größenabstufung vorhanden sind (Fig. 59) [3]). Derartige doppelte Chromosomengarnituren oder -sortimente (gradated series) sind inzwischen mit mehr oder weniger großer Bestimmtheit auch für eine lange Reihe von anderen Tierformen und ebenso für einige Pflanzen beschrieben worden, und zwar hauptsächlich für die Vermehrungsperiode der Keimzellen [4]). Man wird bei einigen

[1]) K. Amma 1911 (s. Kap. 6, S. 61).

[2]) Vgl. Kap. 9 bzw. 35.

[3]) Vgl. die Arbeiten von Montgomery, Sutton, Wilson, McClung, Metz, und mein Ref. 1907, S. 40.

[4]) So für Strongylocentrotus (Boveri), Ascaris (Montgomery), Blattläuse (Hewitt), Haifisch (Schreiner), Amphibien (Montgomery, Helen King), Katze

Objekten mit nur wenigen Chromosomen, z. B. bei Ascaris [1]) und bei den Dipteren [2]), die Möglichkeit exakter Messungen zugeben können, auch konnte gerade für diese Objekte die Verschiedenheit der Chromosomen auch außerhalb der Vermehrungs- und Reifungsperiode nachgewiesen werden. In vielen anderen Fällen handelt es sich aber mehr um Abschätzungen, als um wirkliche Messungen, und es fehlt meistens auch der Nachweis, daß die regelmäßigen Größenunterschiede auch außerhalb der Vermehrungs- und Reifungsperiode vorkommen. Ferner ist zu sagen, daß bei einer ganzen Reihe von Objekten inkonstante Größenunterschiede nachgewiesen werden konnten [3]), und daß speziell in den somatischen Zellen des Salamanders das Bild einer fluktuierenden Variabilität (S. 11) hervortritt [4]).

Aber auch wo die Größenunterschiede als konstant nachzuweisen sind, ist nicht ohne weiteres gesagt, daß sie eine essentielle Verschiedenheit der einzelnen Chromosomenindividuen bedeuten. Da nämlich manche Beobachter angeben, daß derartige Größenunterschiede sich im Verlaufe der Teilung ausgleichen [5]), so bleibt für die Vermutung der Raum offen, daß die Größenunterschiede wenigstens bei einigen Objekten auf ungleich rascher (heterochroner) Entwickelung der einzelnen Chromosomen beruhen, wie eine solche namentlich deutlich in den polychromosomalen Kernen der Radiolarien zutage tritt [6]).

So ist es auch noch nicht möglich, die Frage endgültig zu beantworten, ob das Vorkommen von Heterochromosomen nur einen extremen Fall der abgestuften Garnituren bedeutet, wenn auch allerdings in einigen Fällen der Augenschein für das Bestehen eines derartigen Zusammenhanges spricht.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 8.

Bonnevie, K., Chromosomenstudien. II u. III. Arch. Zellf., Bd. 2, 1908 und 1911.
Boveri, Th., Zellenstudien. III. Jen. Zeitschr., Bd. 24, 1890.
Carnoy, J. B., La Cytodiérèse des Arthropodes u. folg. Arb. Cellule, Vol. 1 u. 3, 1885—1886.

(Winiwarter und Sainmont), Ratte und Mensch (Moore und Arnold), sowie für mehrere Pflanzen, besonders Monokotylen, vgl. Strasburger 1905 und die Lit.-Zusammenstellung bei Clem. Müller, Jahrb. wiss. Bot., Bd. 43, 1909, S. 101, und Arch. Zellf., Bd. 8, 1912, S. 31.

[1]) Vgl. Montgomery (Arch. Zellf., Bd. 2, 1908), Schaffner (Ohio Naturalist 1909), Meves (Arch. mikr. Anat., Bd. 77, 1911) u. a.

[2]) Ch. Metz 1916.

[3]) Vgl. mein Ref. 1907, S. 43.

[4]) Vgl. F. Meves, Arch. mikr. Anat., Bd. 77, II, 1911; Della Valle 1912, S. 139.

[5]) Vgl. Helen King (Biol. Bull., Vol. 9, 1905), Vejdovski 1907 (s. Kap. 6, S. 62).

[6]) Haecker, Zool. Anz., Bd. 34, 1909; Tiefsee-Radiol., Erg. D. Tiefsee-Exp., Bd. 14, 1908.

Della Valle, P., Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. Atti R. Acc. Sci. fis. e mat. Napoli, Vol. 13, 1907.
—, 1912, s. Kap. 5, S. 49.
Farmer, J. B., Moore, J. E. S. u. Walker, C. E., Über die Ähnlichkeit zw. d. Zellen maligner Neubildungen usw. Biol. Centralbl., Bd. 24, 1904.
Flemming, W., Beiträge z. Kenntnis d. Zelle u. ihrer Lebensersch. Arch. mikr. Anat., Bd. 16, 1879.
—, Neue Beitr. z. Kenntnis der Zellen. Ebenda, Bd. 29, 1887.
Haecker, V., Die heterotypische Teilung im Zyklus der generativen Zellen. Ber. Nat. Ges. Freib., Bd. 6, 1892.
—, Mitosen im Gefolge amitotischer Vorgänge. Anat. Anz., Bd. 17, 1900.
—, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. Zool., Bd. 1, 1907.
McClung, C. E., The spermatocyte divisions of the Locustidae. Kans. Univ. Sc. Bull., Vol. 1, 1902.
Metz, Ch. W., Chromosome Studies on the Diptera. II. Journ. Exp. Zool., Vol. 21, 1916.
Montgomery, Th. H., A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Trans. Am. Phil. Soc., Vol. 20, 1901.
—, Chromos. in the Spermatogenesis of the Hemipt. Heteroptera. Ebenda, Vol. 21, 1906.
Rückert, J., Zur Eireifung bei Kopepoden. Anat. Hefte, 1894.
Schleip, W., Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Erg. u. Fortschr. Zool. (Jena), Bd. 3, 1912.
Strasburger, E., Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 42, 1905.
Sutton, W. S., On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull., Vol. 4, 1902.
Wilson, E. B., Studies on chromosomes. I—III. Journ. Exp. Zool., Vol. 2—3, 1905—1906.

Neuntes Kapitel.

Chromosomenzahl.

Schon Flemming (1882) hatte es für die Epithel- und Bindegewebszellen des Feuersalamanders aufs höchste wahrscheinlich gemacht, daß bei jedem Kernteilungsakt in konstanter Weise 24 Chromosomen gebildet werden, und später konnte Boveri (1890) auf Grund des damals vorliegenden, freilich noch sehr unzulänglichen Materials das „Zahlengesetz der Chromosomen“ in folgender Weise formulieren: „Für jede Spezies ist die Zahl der Chromosomen konstant, d. h. in den karyokinetischen Figuren homologer (denselben Geweben und Entwickelungsstadien angehöriger) Zellen finden sich stets die gleichen Zahlen.“

Im ganzen ist dieser Satz im Laufe der Zeit bestätigt worden, doch hat sich eine Reihe von Ausnahmen ergeben, so daß man auch hier nicht von einem Gesetz, sondern nur von einer Regel sprechen kann (s. S. 8). Zunächst sind mehrere Tierspezies bekannt geworden, welche bezüglich der Chromosomenzahl zwei Rassen aufweisen, von denen die eine doppelt soviel Chromosomen als die andere besitzt. So hat Boveri für den Pferdespulwurm und später für einen Seeigel. Echinus microtuberculatus, das Vorkommen von zwei Varianten festgestellt: beim Spulwurm beträgt die Zahl der Chromosomen in den langschleifigen Kernteilungsfiguren der Keimzellen entweder vier (Ascaris megalocephala bivalens) oder zwei (Ascaris megalocephala univalens), und bei Echinus kommt neben der Zahl 36 die halbe Zahl 18 vor[1]). Ebenso fand Tischler[2]) bei drei Rassen der Banane (Musa sapientium) 8, 16 und 24 Chromosomen.

Auch in den Zellen desselben Individuums werden gelegentlich Unregelmäßigkeiten beobachtet. So weisen z. B. die Spermatocyten des Ohrwurmes (Forficula) in manchen Hoden nebeneinander die Zahlen 13 und 12, in anderen die Zahlen 13 und 14 auf[3]). Erheblichere

[1]) Vgl. Boveri 1887, S. 429 und 1905, S. 6, Anm. Bezüglich anderer Fälle vgl. mein Ref. 1907, S. 38.

[2]) Arch. Zellf., Bd. 5, 1910.

[3]) Nach Lavalette St. George, Carnoy u. Sinéty, Zweiger (Jen. Zeitschr., Bd. 42, 1906).

Schwankungen wurden in den Samenanlagen der Pflanzen [1]), bisweilen auch in somatischen Geweben von Tieren beobachtet. So kommen in der Darmwand eines Kopepoden (Diaptomus coeruleus) Zellen mit 28, mit 14 und solche mit dazwischenliegenden Zahlen vor [2]).

Als „normale" Chromosomenzahl wird bei Tieren gewöhnlich die Zahl der Kernschleifen bezeichnet, welche sich nach der Befruchtung in beiden Geschlechtskernen zusammen, vor oder nach ihrer Vereinigung zum Synkaryon, aus der Kernsubstanz herausarbeiten.

Nun ist aber, wie erwähnt, nach einer zuerst von Eduard van Beneden für den Pferdespulwurm begründeten Regel — man kann mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei den mit Heterochromosomen ausgestatteten Formen auch hier nicht von einem Gesetz sprechen — die Chromosomenzahl in den beiden kopulierenden Geschlechtskernen gleich, und es beträgt also die „normale" Zahl das Doppelte der von jeder der beiden Geschlechtszellen (Gameten) zugeführten Zahl. Sie wird daher in der Regel als die **diploide** (nicht-reduzierte) Zahl bezeichnet, während die in jedem einzelnen Geschlechtskern zur Entfaltung kommende Zahl die **haploide** (reduzierte) heißt. Bei der Bivalensrasse des Pferdespulwurms kommen in jedem Geschlechtskern zwei (S. 70, Fig. 43), bei der Varietät univalens ein einziges Chromosom zur Beobachtung. Im ersten Fall beträgt also die diploide Zahl 4, die haploide 2; bei der Varietät univalens ist die diploide Zahl 2, die haploide 1.

Die diploide Zahl erhält sich bei den Tieren, soweit Untersuchungen vorliegen, in der vom befruchteten Ei zu den Urgeschlechtszellen führenden ersten Keimbahnstrecke [3]) fort, so daß also bei der Bildung der Urgeschlechtszellen die gleiche Chromosomenzahl auftritt, wie bei der ersten Furchungsteilung [4]). Auch in den übrigen Furchungszellen, sowie in den somatischen Zellen des heranwachsenden und ausgewachsenen Organismus kehrt in vielen Fällen die nämliche Zahl wieder und wird dann als somatische bezeichnet. Doch sind in dieser Hinsicht mehrere Ausnahmen bekannt. So führen z. B. bei Ascaris schon während der Furchung die nicht zur Keimbahn gehörenden Zellen eine beträchtlich größere Zahl, indem die langschleifigen „Sammelchromosomen" der Keimbahnzellen in den somatischen Elementen in Einheiten niedriger Ordnung zerfallen (S. 52, Fig. 26). Häufiger kommen in somatischen, insbesondere embryonalen und larvalen Geweben „unterzählige" Kernteilungen mit einer

[1]) Strasburger, Jahrb. wiss. Bot., Bd. 42, 1905 (Galtonia, Funkia); R. R. Gates, Ann. Bot., Vol. 26, 1912 (bei Oenothera lata neben der Normalzahl 15 die Zahlen 12, 16, 20—21).

[2]) O. Krimmel, Zool. Anz., Bd. 35, 1910.

[3]) Siehe oben S. 51.

[4]) So bei Ascaris und Cyclops. Meinen ersten Angaben (1892), wonach in den Urgeschlechtszellen von Cyclops die reduzierte Zahl auftritt, liegt möglicherweise eine Verwechselung mehrerer Arten zugrunde.

wechselnden, die Normalzahl nicht erreichenden Chromosomenzahl vor, so in der Darmwand von Diaptomus (s. oben S. 90) und in verschiedenen Geweben von Salamanderembryonen und -larven [1]).

Sehr regelmäßig kehrt auch in den Spermatogonien und Ovogonien die diploide Zahl der Chromosomen wieder. Ausnahmen haben sich unter anderen bei den Kopepoden gefunden, indem hier zuweilen die halbe Zahl auftritt [2]).

Als eine fundamentale Regel gilt ferner, daß in den Ovocyten und Spermatocyten erster Ordnung die Zahl der komplexen Chromosomengruppen, die in den frühsten Phasen der ersten Reifungsteilung zutage treten, nämlich der oben (S. 79) besprochenen Viergruppen oder Tetraden und ihrer Homologa (Viererkugeln, Viererstäbchen, Doppelfäden, Doppelstäbchen, Ringe, Kreuze), halb so groß ist als die normale Zahl der Chromosomen, also der haploiden (reduzierten) Zahl der einfachen Chromosomen in den reifen Ei- und Samenzellen entspricht. Auf welche Weise während der Reifungsvorgänge die Reduktion der Chromosomenzahl vor sich geht, wird in einem späteren Kapitel (33) besprochen werden.

In parthenogenetischen Eiern kann entweder die gleiche Chromosomenzahl bestehen wie in den befruchteten Eiern derselben Art (Aphiden, Rhodites, Nematus), oder sie enthalten nur die halbe Zahl (Honigbiene, Wespe, Ameisen) [3]). Auch bei der Parthenogenesis der Pflanzen, d. h. bei Entstehung eines Sporophyten aus dem unbefruchteten Ei [4]), findet die Entwickelung bald mit diploider (manche Alchimilla-Arten, Taraxacum), bald mit haploider Chromosomenzahl (Chara crinita) statt. Dasselbe gilt auch für die Apogamie im engsten Sinn, d. h. die Entstehung des Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten [5]); speziell bei Farnen kommen beide Zahlen vor. Bei künstlicher Parthenogenese (S. 74) erhält sich während der Embryonalentwickelung die im reifen Ei enthaltene halbe Zahl.

Sehr interessante Verhältnisse ergeben sich, wenn man die Chromosomenzahlen verschiedener Arten miteinander vergleicht. Zunächst fallen die ungeheuer weiten Grenzen auf, innerhalb welcher die Chromosomenzahl überhaupt schwanken kann. Das eine Extrem bildet nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse die Univalensrasse des Pferdespulwurms, welche in den Keimbahnzellen nur zwei schleifenförmige Chromosomen aufweist, die allerdings, wie die somatischen Mitosen zeigen, offenbar als mehrwertige, aus 24 kleineren

---

[1]) O. vom Rath, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 57, 1893, S. 106, Anm.

[2]) Vgl. Matscheck 1910.

[3]) Vgl. Boveri 1905; Haecker 1907, S. 15; Schleip 1909.

[4]) Winkler 1908, 1913. Strasburger u. a. nennen nur die Entwickelung aus einer haploiden Eizelle Parthenogenesis, dagegen diejenige aus einer diploiden Oo-Apogamie.

[5]) Winkler, l. c. Juel (Svenska Vet.-Ak. Handl., Bd. 33, 1900, S. 40) u. a. verstehen unter Apogamie ganz allgemein die Entwickelung aus einer unbefruchteten Eizelle (also Oo-Apogamie + Parthenogenesis im Sinne Strasburgers) oder aus einer anderen Zelle der Geschlechtsgeneration (vgl. A. Ernst, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 17, 1917, S. 204).

Einheiten zusammengesetzte „Sammelchromosomen“ anzusehen sind[1]). Auf der anderen Seite finden sich in den mitotischen Figuren der tripyleen Radiolarien (S. 46, Fig. 22) mindestens 1200 bis 1600 Chromosomen, ein offenbar sekundäres Verhältnis, das mit der außerordentlichen Größe des Kernes und Weichkörpers dieser hochspezialisierten Protozoen zusammenhängt.

Innerhalb dieser Grenzen schwankt die Chromosomenzahl der einzelnen Tier- und Pflanzenarten, so jedoch, daß im allgemeinen die Zahlen der unteren Grenze beträchtlich näher liegen. Nur in wenigen Fällen sind Zahlen festgestellt worden, welche um und über 100 liegen, so für den Phyllopoden Artemia salina, welcher 84 oder 168 Chromosomen aufweist[2]).

Besonders häufig kommt die Zahl 24 vor, so bei einigen der klassischen Untersuchungsobjekte der Zoologen und Botaniker, beim Feuersalamander und bei den Lilien. Auch beim Menschen, bei welchem die Verhältnisse wegen der sehr geringen Größe der Kerne für die Zählung ungünstig liegen, beträgt nach neueren Angaben die diploide Chromosomenzahl ungefähr 24[3]) [nach Guyer und Montgomery[4]) sind es 20 typische und 2 akzessorische Chromosomen], doch werden auch andere Zahlen genannt[5]). Überhaupt gehören die Chromosomenzahlen der Tiere und Pflanzen verhältnismäßig häufig drei einfachen Zahlenreihen, dem „Zweiersystem“ (Boverische Reihe 2, 4, 8, 16, 32 ...), dem Dreiersystem (9, 18, 27 ...) und namentlich dem „gemischten Zweier- und Dreiersystem“ (6, 12, 18, 24 ...) an[6]).

Wenn also schon die Betrachtung der Gesamtheit der Tiere und Pflanzen gewisse Regelmäßigkeiten, insbesondere das häufige Auftreten der Glieder bestimmter arithmetischer Reihen zum Vorschein bringt, so lassen sich solche zuweilen auch innerhalb einzelner kleinerer Gruppen nachweisen.

In mehreren Tier- und Pflanzenfamilien finden wir eine weitgehende Gleichförmigkeit bezüglich der Chromosomenzahl oder

---

[1]) Bei mehreren anderen Würmern kommt die Zahl 4 vor, so bei Echinorhynchus (Kaiser, Bibl. Zool. 1893) und Vortex viridis (Lepeschkin, Biol. Zeitschr. 1910).

[2]) Dies gilt speziell für die parthenogenetische Form von Capodistria und Odessa (Brauer, Petrunkewitsch, Fries), während die sexuelle Art von Cagliari 42 Chromosomen besitzt. Vgl. C. Artom, Arch. Zellf., Bd. 7, 1911; Bd. 9, 1912.

[3]) Vgl. Flemming, An. Anz., Bd. 15, 1897; Duesberg, ebenda, Bd. 28, 1906; Gutherz, Arch. mikr. Anat., Bd. 77, II, 1912.

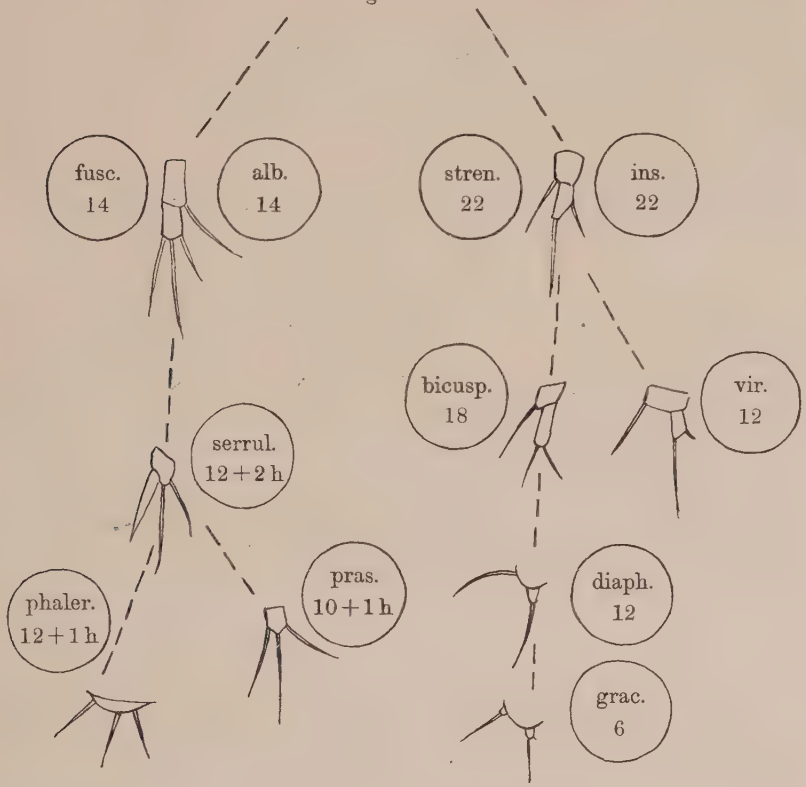
[4]) Guyer, Biol. Bull., Vol. 19, 1910; Th. H. Montgomery, Journ. Ac. Nat. Sci. Philadelphia, Vol. 15 (2), 1912.

[5]) So fanden Moore u. Arnold (Proc. Roy. Soc. Lond., B, Vol. 77, 1906) in den Spermatocyten I. O. 16, Wieman (Am. J. Anat., Vol. 14, 1913) in den somatischen Geweben eines Embryos 34, von Winiwarter (Arch. Biol., T. 27, 1912) in den Spermatogonien 47 Chromosomen.

[6]) Vgl. Boveri, Zellenstudien III; Haecker, Arch. mikr. Anat., Bd. 40, 1892, S. 259; Zool. Jahrb., Suppl. 7, 1904, S. 233; 1907, S. 66.

wenigstens das Vorherrschen eines der genannten Systeme. So weisen unter den Hemipteren die Pentatomiden in den Spermatogonien und Ovogonien größtenteils 14, vereinzelt auch 16, die Coreiden in den Spermatogonien 13 oder 21, in den Ovogonien 14 oder 22 Chromosomen auf [1]). Bei den Rosazeen finden sich überwiegend

Fig. 60.



Verminderung der Chromosomenzahl der Cyclopsarten Hand in Hand mit der Reduktion des fünften Fußpaares. Nach Braun.

die haploiden Zahlen 8, 16, 32 [2]), bei den Chenopodiazeen die Zahlen 9 und 18, seltener (Spinacia) 6 [3]), bei den Gymnospermen fast durchweg die Zahl 12.

Treten innerhalb noch kleinerer Gruppen, von der Größe einer Gattung, Schwankungen auf, so läßt sich in einzelnen Fällen zeigen,

---

[1]) Vgl. die Arbeiten von Montgomery, Wilson, Payne (Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Vol. 16, 1909).

[2]) Tischler 1915, S. 192. Vgl. jedoch Rosenberg, Svensk. Bot. Tidsskr., Bd. 3, 1909.

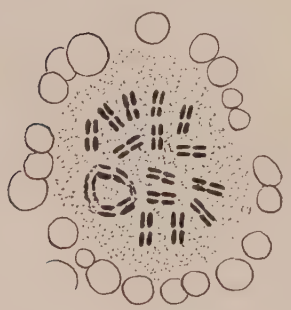
[3]) Winge 1917, S. 181.

daß die Abweichungen der Chromosomenzahl zum Verwandtschaftsgrad in Beziehung stehen. So kommen in der Gattung Triticum die Zahlen 42, 28 und 14 vor, und zwar 42 in der Dinkel-Reihe des A. Schulzschen Stammbaumes (T. vulgare, spelta u. a.), 28 in der Emmer-Reihe (T. dicoccum u. a.), 14 in der Einkorn-Reihe (T. monococcum) [1]).

Auch für die Kopepoden-Gattung Cyclops konnte der Nachweis geführt werden, daß Hand in Hand mit der zunehmenden morphologischen Differenzierung (mit der Entfernung von den primitiveren Typen) eine Veränderung, und zwar Verkleinerung der Chromosomenzahl geht.

Faßt man speziell die fortschreitende Zurückbildung des fünften, rudimentären Fußpaares als Kriterium für die zunehmende Entfernung vom Ausgangstypus ins Auge, so zeigt sich im großen ganzen, daß die Formen mit vollständiger entwickelten Rudimentärfüßchen die höhere, die mit stärker reduzierten Füßchen die geringere Chromosomenzahl aufweisen (Fig. 60) [2]). So besitzen in der Cyclops fuscus-albidus-Gruppe die beiden Arten mit noch deutlich zweigliedrigem Rudimentärfüßchen (C. fuscus und albidus) die diploide Zahl von 14 Chromosomen [3]), dagegen die Arten mit stärker reduziertem, eingliedrigem Füßchen $12 + 2h$, d. h. 12 typische und 2 sehr kleine Heterochromosomen (C. serrulatus), $12 + 1h$ (C. phaleratus) und $10 + 1h$ (C. prasinus). In ähnlicher Weise bilden die Cyclops-Arten der zweiten Hauptgruppe, wenn sie nach dem Grade der Rudimentation des fünften Fußpaares zusammengestellt werden, eine Reihe, an deren Anfang sich Formen mit 22 Chromosomen (C. strenuus und insignis) befinden und deren Schlußglieder nur 12 (C. diaphanus) und 6 (C. gracilis) Chromosomen besitzen.

Fig. 61.



Chromosomen der ersten Reifungsteilung von Diaptomus castor. Nach Matscheck.

Offenbar findet also innerhalb der Gattung Cyclops parallellaufend mit der morphologischen Differenzierung, wie sie sich z. B. in der zunehmenden Rudimentation des fünften Fußpaares äußert, auch eine Abnahme der Chromosomenzahl statt. Bemerkenswert ist ferner, daß besonders das Auftreten der

[1]) T. Sakamura, Bot. Mag. Tokyo, Vol. 32, 1918; H. Kihara, ebenda.

[2]) Vgl. H. Braun 1909, S. 472ff., sowie Matscheck 1910, S. 57.

[3]) Die vielleicht einen natürlichen Bastard darstellende Zwischenform C. distinctus besitzt 10 Chromosomen und 1 Heterochromosom. Vgl. auch R. Neubaur, Zool. Jahrb. (Syst.), Bd. 34, 1912.

kleinen Heterochromosomen (*h*) auf einen im Laufe der Phylogenese stattfindenden allmählichen Abbau und eine schließliche Elimination einzelner Chromosomen hinweist[1]).

Was die übrigen Kopepoden anbelangt, so schwankt bei den Süßwasser-Centropagiden die haploide Zahl zwischen 17, 16 und 14. Bei einer der Formen mit der haploiden Zahl von 17 Chromosomen (Diaptomus castor) sind 3 derselben zu einem dreigliedrigen Ring, also einer besonderen Art von „Heterochromosom", verbunden (Fig. 61)[2]). Auch bei einigen marinen Verwandten treten die haploiden Zahlen 16 (Anomalocera patersonii, Calanus gracilis) und 17 (Euchaeta marina) auf[3]). Unter den Süßwasser-Harpacticiden besitzt Canthocamptus staphylinus in den Geschlechtszellen 12, C. trispinosus 11 und Nitocra hibernica 8 Chromosomen[4]). Ganz ähnliche haploide Zahlen kommen bei einigen halbparasitischen und parasitischen Formen vor, so bei Hersilia apodiformis 12, bei Lichomolgus forficula 10, bei einer Sapphirina-Art 8[5]).

Bezüglich der Beziehung der Chromosomenzahl zu allgemeinen Formverhältnissen vgl. auch die Angaben über Oenothera gigas (Kap. 28).

Literaturverzeichnis zu Kapitel 9.

Boveri, Th., Zellenstudien I., III. und V. Jen. Zeitschr., Bd. 21, 1887 und Bd. 24, 1890 und Jena 1905.

[1]) Vgl. 1904; 1907, S. 52. Schon Paulmier (1904) hat unter Bezugnahme auf seine Beobachtungen bei Hemipteren von „degenerating chromosomes" gesprochen. Im ganzen kommen in der Gattung Cyclops folgende Chromosomenzahlen vor:

	Haploide Zahl der Chromosomenkomplexe in den Prophasen der ersten Reifungsteilung (♀)	Diploide (normale, somatische) Zahl
Cyclops strenuus	11	22
„ insignis	11	22
„ bicuspidatus	9	18
„ bicusp. var. odessana	9	18
„ dybowskii	9	18
„ fuscus	7	14
„ albidus	7	14
„ leuckarti	7	14
„ serrulatus	6 + 2*h*	12 + 2*h*
„ phaleratus	6 + 1*h*	12 + 1*h*
„ viridis	6	12
„ diaphanus	6	12
„ prasinus	5 + 1*h*	10 + 1*h*
„ distinctus	5 + 1*h*	10 + 1*h*
„ vernalis	5	10
„ gracilis	3	6

In Nordamerika kommen neben dem typischen Cyclops viridis zwei Varianten, C. americanus und C. parcus, vor, deren haploide Zahlen 5 und 3 betragen (R. Chambers jr., Biol. Bull., Vol. 22, 1912).

[2]) Vgl. H. Matscheck 1910.

[3]) O. vom Rath, Arch. mikr. Anat., Bd. 46, 1895; S. J. Kornhauser, Arch. Zellf., Bd. 13, 1915.

[4]) P. Krüger, Arch. Zellf., Bd. 6, 1910.

[5]) Kornhauser, l. c.

Braun, H., Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops. Arch. Zellf., Bd. 3, 1909.
Della Valle, P., L'organizzata della cromatina studiata mediante il numero dei chromosomi. Archivio Zool., Vol. 4, 1909.
Flemming, W., Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Arch. mikr. Anat., Bd. 20, 1882.
Haecker, V., Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. und Fortschr. Zool., Bd. 1, 1907.
Matscheck, H., Über Eireifung und Eiablage bei Kopepoden. Arch. Zellf., Bd. 5, 1910.
McClung, C. E., The chromosome complex of orthopteran spermatocytes. Biol. Bull., Vol. 9, 1905.
Montgomery, Th., H., 1901 u. 1906, s. Kap. 8.
Schleip, W., Die Reifung des Eies von Rhodites rosae und einige allg. Bem. ü. d. Chromosomen bei parth. Fortpfl. Zool. Anz., Bd. 35, 1909.
Strasburger, E., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen usw. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 45, 1908.
—, Chromosomenzahl. Jena 1910.
Tischler, G., Chromosomenzahl, -Form u. -Individualität im Pflanzenreiche. Progr. rei bot., Bd. 5, Jena 1915.
Vom Rath, O., Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra mac. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 57, 1893.
Wilson, E. B., 1902—1906, s. Kap. 8, S. 88.
Winge, Ö., The chromosomes. Their numbers and general importance. C.-r. trav. Labor. Carlsberg, Vol. 13, 1917.
Winkler, H., Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progr. rei bot., Bd. 2, Jena 1908 (vgl. Handwb. Nat., Bd. 4, 1913, S. 265).

Zehntes Kapitel.

Die Reifungsteilungen und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung.

In den neueren Vererbungstheorien wird den Reifungsteilungen eine sehr wichtige Rolle bei der Verteilung der Anlagen der Eltern auf die Kinder zugeschrieben. Bei diesen Gedankengängen wird vor allem auch auf die ungemein weite Verbreitung von vorbereitenden Teilungen ähnlicher Art in den meisten Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches Bezug genommen.

In der Tat wird zurzeit allgemein anerkannt, daß den Reifungsteilungen der tierischen Fortpflanzungszellen die Teilungen der Pollen- und Embryosackmutterzellen der Phanerogamen und der Sporenmutterzellen der Gefäßkryptogamen entsprechen[1]), Teilungsvorgänge, die, weil es vielfach zur raschen Bildung von vier zunächst gleichartigen Zellen kommt, als Tetradenteilungen bezeichnet werden[2]). Eine dieser Zellen wird zum „Embryosack" mit dem primären Embryosackkern. Bei einer Reihe von Phanerogamen (Lilium, Tulipa, Fritillaria u. a.) wird allerdings die Embryosackmutterzelle, unter Wegfall der ursprünglichen Tetradenteilungen, direkt zum Embryosack und in diesem Fall nehmen die beiden ersten Teilungen des primären Embryosackkerns den gleich zu beschreibenden Charakter der Tetradenteilungen an[3]).

Daß die bisher genannten Vorgänge tatsächlich miteinander zu homologisieren sind, daß insbesondere jeweils die **ersten** Teilungen bei der Pollen- und Eibildung der Phanerogamen, bei der Sporenbildung der Farne und bei der Samen- und Eireife der Metazoen einander entsprechen, geht aus der großen Ähnlichkeit hervor, welche die Kernteilungsvorgänge im einzelnen zeigen[4]). So weisen

---

[1]) Vgl. Strasburger 1884, 1894.

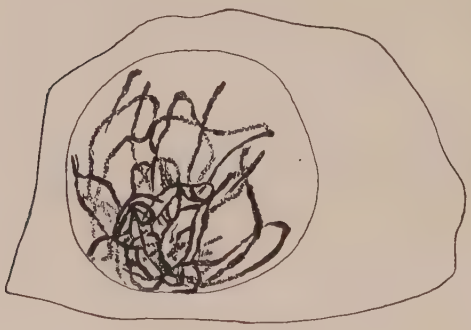
[2]) Die Angabe von J. B. Farmer (Ann. Bot. 1894, 1895), daß bei dem Lebermoose Pallavicinia eine simultane Teilung der Sporenmutterzelle in vier Enkelzellen erfolgt (s. 2. Aufl., S. 90, Fig. 50), hat sich als irrig erwiesen (A. C. Moore, Bot. Gaz., Vol. 36, 1903).

[3]) Vgl. Strasburger 1894, S. 824; H. O. Juel, Fortpfl. b. Antennaria, Kon. Svenska Vet.-Ak. Handl., Bd. 33, 1900, S. 24 ff.

[4]) Vgl. Haecker 1897, S. 691; 1899, S. 911.

die Chromatinelemente bei fast allen Objekten in den früheren Prophasen der ersten Teilung die bekannte, von Moore (1895) als Synapsis bezeichnete einseitige Zusammenballung (Fig. 62) auf, einen Zustand, von welchem immer noch nicht feststeht, ob es sich bei diesen Bildern durchaus um natürliche Verhältnisse handelt, oder ob sich der Kern in dieser Phase in einem so labilen Zustande befindet, daß schon die geringen Störungen der Lagerungs- und osmotischen Verhältnisse, wie sie die Beobachtung des lebenden Objekts mit sich bringt, Schrumpfungsartefakte hervorruft[1]). Ebenso zeigt das folgende Stadium der Diakinese bei den verschiedensten Metazoen und Metaphyten eine weitgehende Übereinstimmung der Chromosomen, indem in den früheren Phasen (Fig. 63, A, B) langgestreckte, feinkörnige Doppelfäden, Überkreuzungsfiguren und lockere Ringe, in den späteren (Fig. 63, C, D) gedrungenere (kondensierte) Doppelstäbchen, Ringe, Viererkugeln und Kreuze zur Ausbildung kommen. Auch auf die achromatischen Teile der Kernteilungsfigur kann sich die Ähnlichkeit erstrecken: so ist speziell die „erste Richtungsspindel", d. h. die achromatische Figur der ersten Reifungsteilung des tierischen Eies, bei vielen Objekten, z. B. bei Ascaris und bei den Kopepoden, durch die nämliche bündel- oder garbenförmige Gestalt und denselben Mangel an ausgesprochenen Centrosomen ausgezeichnet, wie die multipolaren Teilungsfiguren, welche bei der Sporenbildung der Farne, Equisetaceen (Fig. 64) und bei der Pollenbildung der Liliaceen angetroffen werden[2]).

Fig. 62.



Synapsisstadium von Drosera (♂). Nach Berghs.

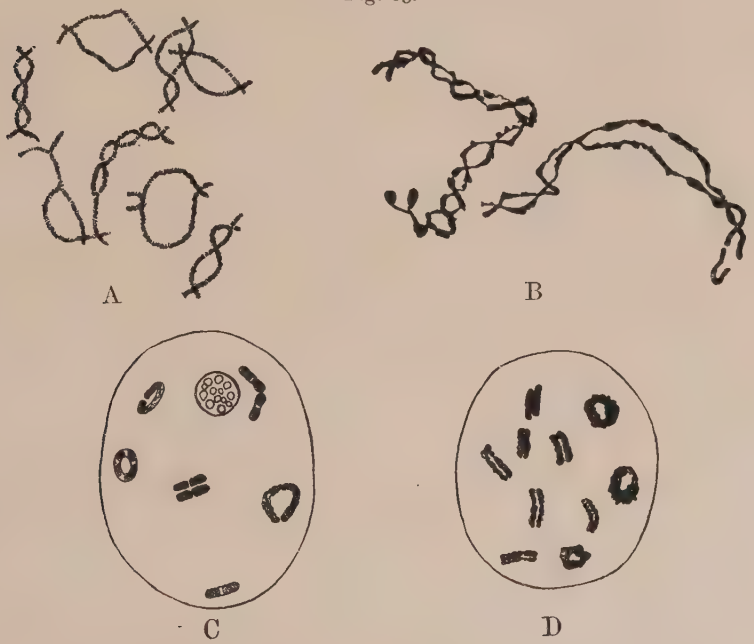
Vor allem läßt sich aber die Homologisierung dieser ersten Teilungsprozesse durch die Tatsache begründen, daß in ihrem Verlauf der oben (S. 91) erwähnte und später (Kap. 33) ausführlich zu besprechende Übergang von der normalen, diploiden Chromosomenzahl zu der reduzierten, haploiden, also die sog. Reduktion der Chromosomenzahl, zustande kommt. Dieser Reduktionsprozeß beginnt in durchaus übereinstimmender Weise damit, daß in den Prophasen der ersten Teilung komplexe Chromosomengebilde (Fig. 63) auftreten, deren Zahl halb so groß ist, als die normale, diploide Zahl der Chromosomen in den Körperzellen der betreffenden Spezies beträgt.

[1]) Vgl. Haecker 1907, S. 79; ferner Vejdovski 1906 (s. Kap. 7), S. 9; Öttinger 1909 (s. Kap. 6), S. 578 u. a., welche die Synapsis im lebenden Zustand beobachteten.

[2]) Haecker 1897, S. 724.

Der tiefere Sinn dieser Übereinstimmungen liegt, zunächst im Bereich der höheren Pflanzen, darin, daß nach einer schon von Hofmeister begründeten Anschauung[1]) der Embryosack und das in eine generative und vegetative Zelle geteilte Pollenkorn die in die ungeschlechtliche Generation (Sporophyt) einbezogene[2]), rudimentär gewordene Geschlechtsgeneration (Gametophyt) darstellen, also speziell dem freien Prothallium der Farne entsprechen. Wie bei den Gefäß-

Fig. 63.



A und B Frühe Diakinese bei einem Haie (Pristiurus, Eibildung) nach Rückert und bei Lilium (Pollenbildung) nach Grégoire. C und D Späte Diakinese bei einem Farn (Pteris, Sporenbildung) nach Calkins und einem Kopepoden (Heterocope, Eibildung) nach Rückert.

kryptogamen, weist auch bei den Phanerogamen der Sporophyt die diploide, der Gametophyt die haploide Chromosomenzahl auf.

Im einzelnen entsprechen, wie wir sahen, die Embryosackmutterzelle und Pollenmutterzelle den Sporenmutterzellen. Ferner sind der Embryosack mit dem primären Embryosackkern und das Pollenkorn den Sporen, speziell den Makro- und Mikrosporen der Wasserfarne (Salvinia), parallel zu setzen. Der achtkernige Embryosack und das zweikernig gewordene Pollenkorn können mit jungen Prothallien, der Eiapparat mit einem rudimentären Archegonium, die primäre generative Zelle mit einem Antheridium verglichen werden.

---

[1]) Vgl. Juel 1900; Strasburger, Chamberlain, Lotsy 1905 u. a.

[2]) Das Pollenkorn führt die erste Teilung vor der Verstäubung, also, wie der Embryosack, noch innerhalb des Sporophyten aus.

Ob es angängig ist, die „Prothalliumlehre“ auch auf die Metazoen zu übertragen, ob man also speziell das Ei mit seinen zwei oder drei Richtungskörpern mit den Gametophyten der Pflanze homologisieren darf, mag dahingestellt sein [1]).

Fig. 64.

Garbenförmige erste Teilungsfigur bei Equisetum. Nach Osterhout.

Ganz ähnliche Prozesse wie bei den höheren Pflanzen und Tieren sind auch bei den Thallophyten weit verbreitet, und zwar stehen sie in sehr verschiedenen zeitlichen Beziehungen zum Befruchtungsvorgang.

Da, wo ein typischer Generationswechsel vorliegt, so bei manchen Braunalgen (Dictyota), erfolgt eine Tetradenbildung mit Reduktionsteilung in den vom diploiden Sporophyten gebildeten Sporangien, also ganz nach Art der Gefäßkryptogamen [2]).

Fig. 65.

Richtungskörperbildung bei Basidiobolus. Nach Fairchild.

Bei anderen Thallophyten kommen unmittelbar vor der Befruchtung Prozesse vor, die sehr an die Richtungskörperbildung der Metazoen erinnern. So entsteht bei einem Algenpilz [3]) (Basidiobolus ranarum) in zwei benachbarten Mycelzellen, die als Gameten bezeichnet werden dürfen, in der Nähe der sie trennenden Scheidewand je eine schnabelförmige Ausstülpung, in welche die Kerne der beiden Zellen treten. Sie teilen sich hier unter Bildung breiter, garbenförmiger Spindelfiguren (Fig. 65), wie sie einerseits bei der Richtungskörperbildung mancher tierischer Eier, andererseits bei den Teilungsvorgängen mancher Einzelligen [4])

[1]) Vgl. Chamberlain 1905; Ö. Winge, C.-r. Labor. Carlsberg, Vol. 13, 1917, S. 141.

[2]) D. M. Mottier, Ann. Bot., Vol. 14, 1900; L. Williams, Ann. Bot., Vol. 18, 1904.

[3]) Vgl. D. G. Fairchild, Jahrb. wiss. Bot., Bd. 30, 1897; W. Löwenthal, Arch. Prot., Bd. 2, 1903.

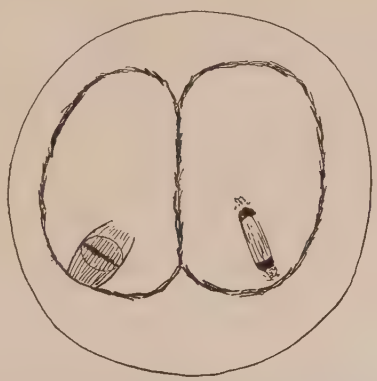
[4]) Vgl. z. B. Lucy Carter, Proc. R. Phys. Soc. Edinb., Vol. 14, 1913 (Amoeba proteus).

auftreten: die beiden äußeren Tochterkerne werden durch Scheidewände von den Gameten abgetrennt und gehen zugrunde, während die inneren Tochterkerne innerhalb des einen Gameten kopulieren.

Richtungskörper-ähnliche Schwesterzellen bildet auch die Eizelle der Tange (Fucaceen) vor der Befruchtung, Tetradenteilung mit Bildung von „Richtungskernen" findet in den Gameten der Diatomeen vor der Zygotenbildung statt. In beiden Fällen wurde auch eine Chromosomenreduktion beobachtet oder sehr wahrscheinlich gemacht[1]).

Während in dieser zweiten Gruppe die haploide, durch die reduzierte Chromosomenzahl ausgezeichnete Phase sich auf eine ganz kurze Zeit erstreckt und speziell bei den Fucaceen auf Ei und Spermatozoid beschränkt ist, findet man in einer dritten Gruppe die auffällige Erscheinung, daß die Tetradenbildung und Reduktionsteilung unmittelbar nach der Konjugation, zu Beginn der Keimung der Zygote, erfolgt, so daß hier die diploide Phase einzig und allein durch die Zygote selbst gebildet wird. Dies ist der Fall bei den Konjugaten, bei welchen der Kopulationskern mittels Tetradenteilung und Chromosomenreduktion in vier Kerne zerfällt, von denen, je nachdem zwei (Desmidiaceen) oder nur ein Keimling (Spirogyra) entsteht, zwei bzw. drei zugrunde gehen[2]). Ähnlich scheinen die Verhältnisse bei den Grünalgen (Chlorophyceen) und Perenosporeen zu liegen.

Fig. 66.



Richtungskörperbildung bei Actinophrys. Nach Schaudinn.

Auch die Protozoenforschung[3]) hat uns mit zahlreichen Vorkommnissen ähnlicher Art bekannt gemacht, und zwar weisen die betreffenden Teilungsakte hinsichtlich ihrer Zahl (1—2) und ihres Auftretens unmittelbar vor der Befruchtung, sowie nach ihrem ganzen

---

[1]) Über die Chromosomenverhältnisse der Fucaceen vgl. Strasburger, Jahrb. wiss. Bot. 1897, S. 197; Farmer u. Williams, Phil. Trans. R. Soc. London 1898, über die der Diatomeen H. Klebahn, Pringsh. Jahrb., Bd. 29, 1896 (Rhopalodia); G. Karsten, Flora 1900; Zeitschr. wiss. Bot., Bd. 4, 1912 (Surirella).

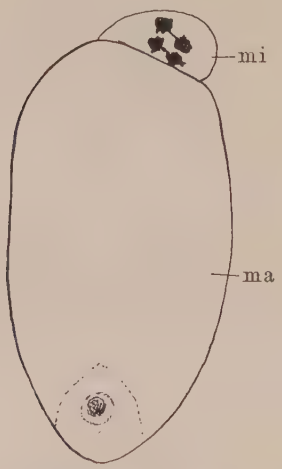
[2]) H. Klebahn, Pringh. Jahrb., Bd. 22, 1890 (Closterium und Cosmarium); G. Karsten, Flora, Bd. 99, 1908, u. A. Tröndle, Zeitschr. wiss. Bot., Bd. 3, 1911 (Spirogyra); L. Kurssanow, Flora, Bd. 104, 1911 (Zygnema).

[3]) Schon Bütschli (1885) hatte die Protozoen herangezogen, um seine Deutung der Richtungskörper als abortiver Eier zu stützen (vgl. auch R. Hertwig 1898, S. 89). Ich selbst machte dann in den Jahren 1898 und 1899 einen ersten Versuch, auch die feineren kernteilungsgeschichtlichen Verhältnisse bei den Protozoen bei einer vergleichenden morphobiologischen Betrachtung der Reifungsteilungen zu verwerten. Vgl. auch Haecker 1912 (Kap. 6, S. 73).

Verlauf vielfach eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der Ei- und Samenreife der Metazoen auf.

Dies trifft vor allem für die „Richtungskörperbildung“ bei den Heliozoen[1]) zu. Sowohl bei Actinophrys sol (Fig. 66) als bei Actinosphaerium Eichhorni tritt in jedem der beiden Gameten, welche bei beiden Formen wahrscheinlich Geschwisterzellen sind (Autogamie), der Kern an die Peripherie und teilt sich hier zweimal unter Bildung je eines stark färbbaren „Reduktionskerns“, wobei die Teilungsspindeln ebenfalls wieder, wie bei Basidiobolus, eine große Ähnlichkeit mit den breiten Richtungsspindeln mancher tierischer Eier aufweisen.

Fig. 67.



Reifungsteilungen
im Mikrogametocyten (*mi*) bei Adelea.
Nach Siedlecki.

Fig. 68.

Vorbereitende Teilungen
des Geschlechtskerns in den Gameten
von Paramaecium.
Nach R. Hertwig und Maupas.

Die inneren Teilkerne wandern dann ins Zentrum der Zellen zurück und verschmelzen miteinander nach Auflösung der Zellscheidewand.

Während wir hier ein genaues Gegenstück zur Richtungskörperbildung des Metazoeneies vor uns haben, sind bei einem im Darm eines Tausendfüßlers (Lithobius) vorkommenden Coccidium (Adelea ovata) Vorgänge zu beobachten, welche in mancher Hinsicht an die Samenreife der Metazoen erinnern[2]). Hier erfolgt in der männlichen Keimmutterzelle (dem Mikrogametocyt, Fig. 67, *mi*), nachdem sie sich an die weibliche Zelle (den Makrogamet, Fig. 67, *ma*) angelegt hat, ein Vierteilungsprozeß des Kernes. Entsprechend den vier Kernen zer-

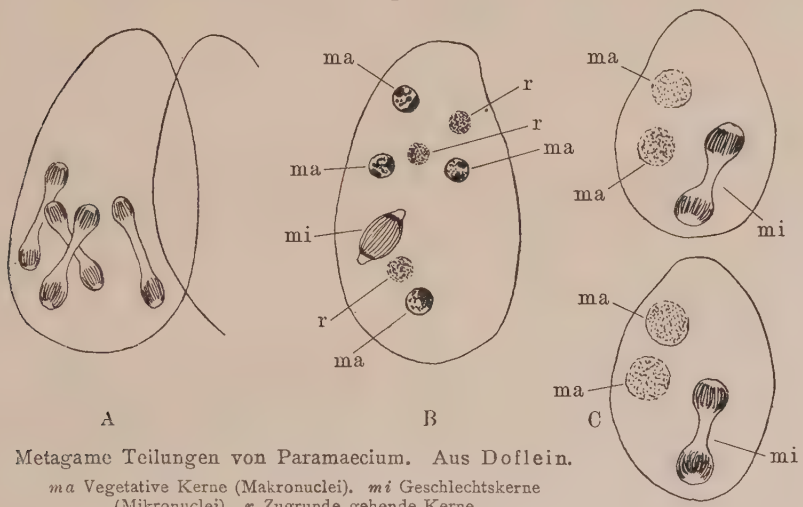
[1]) Schaudinn, Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1896: R. Hertwig 1898; Keysselitz, Arch. Prot., Bd. 11, 1908; Distaso, ebenda, Bd. 12, 1908. Vgl. auch Haecker 1899, S. 863.

[2]) Vgl. Siedlecki, Ann. Inst. Pasteur 1899; sowie C. C. Dobell, Proc. R. Soc., B, Vol. 79, 1907.

fällt die männliche Keimmutterzelle in vier Mikrogameten, von welchen einer in den Makrogameten eindringt, während die drei anderen degenerieren.

Abweichungen bezüglich der Zahl der betreffenden Teilungsakte finden sich bei Infusorien[1]). Speziell bei Paramaecium caudatum (Fig. 68) spielt sich der Reifungsprozeß in der Weise ab, daß sich der Mikronucleus jedes Paarlings zweimal unter Bildung lang ausgezogener, hantelförmiger Figuren teilt. Drei der Abkömmlinge gehen als Richtungskörper zugrunde, während der vierte sich abermals teilt

Fig. 69.



Metagame Teilungen von Paramaecium. Aus Doflein.

ma Vegetative Kerne (Makronuclei). *mi* Geschlechtskerne (Mikronuclei). *r* Zugrunde gehende Kerne.

und die beiden Geschlechtskerne, den stationären und den Wanderkern, liefert, welche mit dem Geschlechtskerne des anderen Paarlings wechselseitig kopulieren.

Erwähnt sei gleich hier, daß bei manchen Infusorien nicht bloß vor, sondern auch nach der Konjugation, bei den metagamen Teilungen rudimentär werdende Kerne gebildet werden. Nach erfolgter Trennung der beiden Paarlinge läßt bei Paramaecium caudatum der Kopulationskern auf Grund eines dreimaligen Teilungsprozesses acht Kerne entstehen, von denen vier in die vordere, vier in die hintere Hälfte des Exkonjuganten zu liegen kommen (Fig. 69, A). Die vier vorderen wachsen zu Makronuclei aus (B, *ma*), von den vier hinteren wird einer zum ständigen Mikronucleus (*mi*), während die drei anderen zugrunde gehen (*r*). Bei den beiden folgenden Zellteilungsakten werden die Makronuclei auf die vier Enkelzellen verteilt, während der ständige Mikronucleus durch zweimalige Teilung (die zweite ist in C dargestellt) deren Mikronuclei bildet (Fig. 69, C).

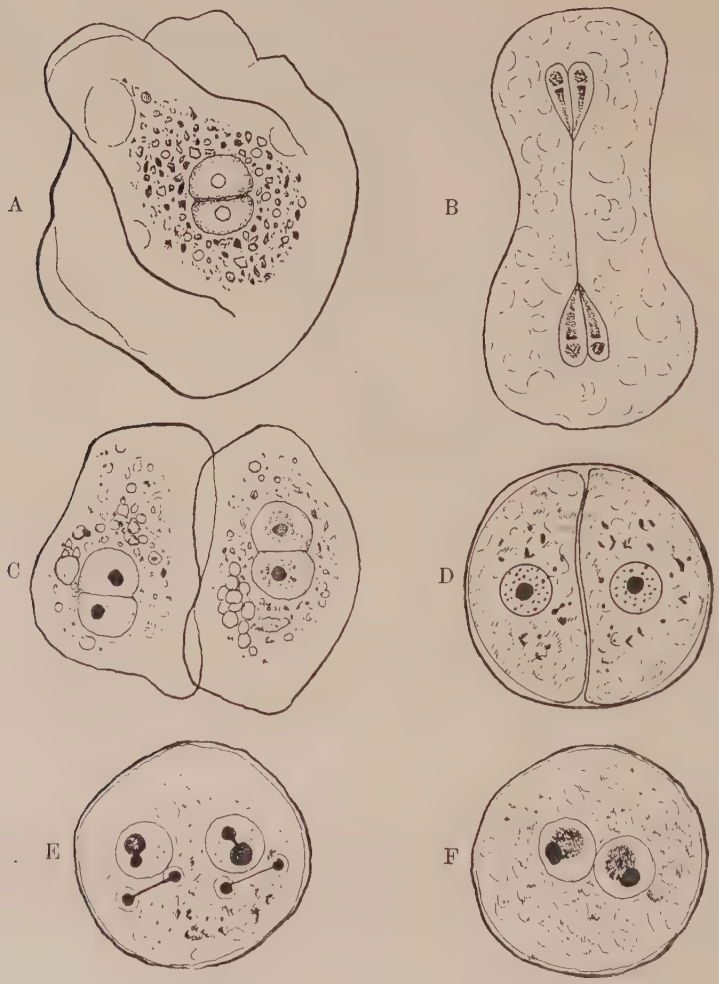
Von besonderem Interesse ist noch der Reifungsprozeß bei Amoeba diploidea[2]), weil hier noch in anderer Richtung auffällige Übereinstimmungen mit den Metazoen

[1]) Vgl. Maupas 1889; R. Hertwig, 1889; Clara Hamburger, Arch. Prot. 1904; Prandtl, Arch. Prot. 1906; Calkins u. Cull, Arch. Prot. 1907 u. a.

[2]) M. Hartmann u. K. Nägler 1908 (s. oben S. 73). Vgl. Hartmann 1914, S. 23.

bestehen. Diese Amöbe ist zweikernig, und zwar auf Grund eines Selbständigbleibens der bei der Konjugation verbundenen Gametenkerne (Fig. 70, A). Diese Autonomie der Gonomeren (S. 73) bleibt während sämtlicher Zweiteilungsprozesse erhalten (B). Wenn Befruchtungsbedürftigkeit eintritt, so legen sich zwei Amöben aneinander

Fig. 70.



Gonomerie und Reifung bei Amoeba diploidea. Nach Hartmann.

(C) und umgeben sich mit einer gemeinsamen Cystenhülle. Jetzt tritt in jedem Individuum die Kernverschmelzung (Karyogamie) ein (D), genau wie bei den Kopepoden zu Beginn der Wachstumsphase der Oocyten der gonomere Zustand des Kerns nicht mehr erkennbar ist. Nachdem sich auch die Zellplasmen verschmolzen haben, teilt sich jeder der „Synkaryen" zweimal unter Bildung dreier zugrunde gehender „Richtungskerne" und eines Geschlechtskerns (E). Schließlich legen sich die beiden Geschlechtskerne zum gonomer gebauten Doppelkern zusammen (F).

Für eine Reihe von Protozoen konnte mit großer Wahrscheinlichkeit gezeigt werden, daß der Reifungsprozeß mit einer Reduktion der Chromosomenzahl verbunden ist, so besonders für die Regenwurm-Gregarinen (Monocystis)[1] und für einige Infusorien.

Was die vielumstrittene Frage anbelangt, wie die Zusammenhänge zwischen Reifung, Reduktion und Befruchtung phylogenetisch entstanden sind, so möge hier nur der Auffassung Raum gegeben werden, daß offenbar die Reifungsteilungen auch solcher Organismen, bei welchen in der Gegenwart eine Vermehrung durch Sporenbildung nicht stattfindet, als rudimentäre Sporenbildungsprozesse zu betrachten sind[2]. Bei den Reifungsteilungen der Phanerogamen liegt diese Auffassung im Hinblick auf die Kryptogamen ohne weiteres nahe, auch bei den Metazoen führt die „Prothalliumlehre" (S. 100) zu dieser Vorstellung, und bei den Infusorien ist auf die äußere Ähnlichkeit hinzuweisen, welche die Reifungsprozesse mit den die Sporenbildung vieler Protozoen einleitenden sukzessiven Kernteilungsprozessen haben. Sehr deutlich treten diese Zusammenhänge auch bei den Sporozoen hervor. So kann man bei den Coccidien (Fig. 67) eine typische Tetradenbildung mit drei zugrunde gehenden Kernen beobachten, während bei den Gregarinen (Monocystis) die bei der Gametenbildung stattfindenden, nachweisbar mit einer Reduktion der Chromosomenzahl verbundenen Reifungsteilungen offenbar nur die besonders akzentuierte Schlußphase des Sporenbildungsvorganges darstellen[3].

Fig. 71.

Sporozoitenbildung bei Adelea. Nach Siedlecki.

Um zu erklären, daß bei Thallophyten und Protozoen die Reifungsvorgänge an ganz verschiedenen Stellen des Fortpflanzungszyklus, bald als progame (Diatomeen, Protozoen), bald als metagame Reife (Konjugaten, Chlorophyceen), auftreten, könnte man annehmen, daß, ähnlich wie bei den Kryptogamen (Moose, Farne), bald die eine, bald die andere Phase eines ursprünglichen Generationswechsels zurückgebildet worden ist, so daß die Reifungsteilungen, sei es von vorn, sei es von hinten, in die unmittelbare Nähe der Befruchtung gerückt wurden, oder man könnte daran denken, daß von vornherein ganz verschiedene Phasen der Sporenbildungsprozesse in den Dienst der Chromosomen-Reduktion gestellt worden sind. Kommen doch auch außerhalb der eigentlichen Reifungsprozesse Teilungsvorgänge vor, die äußerlich eine große Ähnlichkeit mit jenen, aber offenbar mit der Reduktion nichts zu tun haben. Es seien hier die metagamen Teilungen der Infusorien (Fig. 69) und die Sporozoitenbildung von Adelea (Fig. 71) erwähnt, in welch letzterem Falle nach einer Reihe von sukzessiven Kernteilungen jeder Kern sich mit einer kugeligen

[1] K. Mulsow, Arch. Prot., Bd. 22, 1911.

[2] Haecker, Verh. D. zool. Ges. 1907, S. 84; 1907, S. 103; 1. Aufl. dies. Buches 1911, S. 97.

[3] Vgl. auch Hartmann 1914, S. 30.

Protoplasmapartie umgibt und innerhalb dieser „Sporocyste“ durch einen nochmaligen, also besonders akzentuierten Teilungsvorgang je zwei Sporozoiten liefert. An Teilungsakte dieser Art könnte sich in der Stammesgeschichte zu wiederholten Malen der Reduktionsprozeß angeknüpft haben.

Indem also die Reifungsteilungen der Protozoen und Metazoen in gewissem Sinne als phylogenetische Reminiszenzen betrachtet werden dürfen, wird ihre nahezu universelle Verbreitung wenigstens zum Teil verständlich gemacht. Das zähe Festhalten an diesen Vorgängen würde aber kaum erklärbar sein, wenn ihnen nicht auch heute noch eine wichtige biologische Bedeutung zukommen würde, und namentlich seit Weismann den von ihm postulierten Vorgang der Reduktion der Keimplasmaeinheiten in die Reifungsperiode verlegt hat, ist immer wieder der eigentliche Grund für die allgemeine Verbreitung der Reifungsprozesse in einer fundamentalen vererbungsgeschichtlichen Funktion gesucht worden. In späteren Kapiteln (19, 33) wird hierauf zurückzukommen sein.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 10.

Bütschli, O., Gedanken über die morphol. Bed. der sog. Richtungskörperchen. Biol. Centralbl., Bd. 4, 1885.

Chamberlain, Ch. J., Alternation of generations in animals from a botanical standpoint. Bot. Gaz., Vol. 39, 1905.

Haecker, V., Über weit. Übereinst. zw. d. Fortpflanzungszellen der T. und Pfl. Biol. Centralbl., Bd. 17, 1897.

—, Über vorbereitende Teilungsvorgänge bei T. u. Pfl. Verh. D. zool. Ges. 1898.

—, Die Reifungserscheinungen. Erg. Anat. u. Entw., Bd. 8 (1898), 1899.

—, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 1, 1907.

Hartmann, M. 1903, Kap. 6.

—, Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit d. Red.- u. Befruchtungsproblem. Verh. D. zool. Ges. 1914.

Hertwig, R., Über Kernteilung usw. von Actinosphaerium Eichhorni. Abhandl. Kgl. Bayer. Akad. Wiss., 2. Kl., Bd. 19, 1898.

Juel, H. O., Vergl. Unters. über typ. und parthenogenetische Fortpfl. b. d. Gatt. Antennaria. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 33, 1900.

Lotsy, J. P., Die X-Generation und die 2X-Generation. Eine Arbeitshypothese. Biol. Centralbl., Bd. 25, 1905.

Strasburger, E., Neue Unters. ü. d. Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen usw. Jena 1884.

—, Über period. Reduktion der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen. Biol. Centralbl., Bd. 14, 1894 (vgl. Ann. Bot., Vol. 8, 1894).

—, Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reiche. Jena 1905.

III. Abschnitt.

Weismanns Vererbungslehre.

Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Elftes Kapitel.

Frühere Versuche einer morphobiologischen Erklärung der Vererbungserscheinungen.

In den vorhergehenden Kapiteln sind diejenigen Ergebnisse auf dem Gebiete der Protoplasma- und Keimzellenforschung aufgezählt worden, welche bei den Versuchen, die Vererbungserscheinungen von einem einheitlichen morphobiologischen Gesichtspunkte aus verständlich zu machen und insbesondere ihr eigentliches materielles Substrat kennen zu lernen, von Bedeutung sind. Es wurden dabei in erster Linie die tatsächlichen, zum gesicherten Bestand unserer Kenntnisse gehörenden Ergebnisse hervorgehoben, dagegen ist auf die speziell vererbungstheoretischen Deutungen, welche man den Befunden gegeben hat, noch nicht eingegangen worden.

Es kann nun jedenfalls darüber kein Zweifel bestehen, daß bei den Vererbungserscheinungen der Vielzelligen den reifen Fortpflanzungszellen oder Gameten und ihrem Vereinigungsprodukte, dem befruchteten Ei oder der Zygote eine fundamentale Rolle zufällt. Denn nur die reifen Samenzellen können es sein, denen der väterliche Organismus seine offenbare Fähigkeit, die Eigenschaften der Nachkommen zu beeinflussen, verdankt, und nur durch den Befruchtungsprozeß können alle diejenigen Kombinationen elterlicher Merkmale zustande kommen, die uns bei Mensch, Haustier und Kulturpflanze überall begegnen und seit langem einen Hauptgegenstand der Vererbungsforschung gebildet haben. Aus diesem Sachverhalt ergibt sich aber unmittelbar die morphobiologische (keimzellenphysiologische) Fassung des Vererbungsproblems. Es handelt sich, wie Weismann[1]) betont hat, um ein Doppelproblem:

---

[1]) Vgl. Weismann, Die Kontinuität des Keimplasmas (Aufsätze, S. 200).

1. Wie kommen die Fortpflanzungszellen dazu, daß sie sämtliche Vererbungstendenzen oder Anlagen des gesamten Organismus in sich vereinigen?
2. Durch welche Kräfte, durch welchen Mechanismus werden diese Tendenzen beim Aufbau des neuen Organismus zur Entfaltung gebracht? Wie ist es insbesondere zu erklären, daß beim Kinde die Anlagen in derselben Reihenfolge zur Entfaltung kommen wie bei den Eltern?

Dabei würden zunächst unter Anlagen ganz allgemein die unbekannten, in der Beschaffenheit der Fortpflanzungszellen gelegenen Ursachen für die einzelnen Eigenschaften zu verstehen sein, welche im Verlauf des Entwickelungsprozesses, sei es als vorübergehende Erscheinungen, sei es als endgültige Merkmale des fertigen Organismus, zutage treten[1]).

Auf diese Fragen, namentlich auf die erstere, eine Antwort zu geben, ist schon in früheren Jahren wiederholt unternommen worden. Als erster hat Darwin[2]) in seiner „Provisorischen Hypothese der Pangenesis" den Versuch gemacht, die hauptsächlichsten Tatsachen der Reproduktion und Vererbung „durch irgend ein verständliches Bindemittel zu verknüpfen". Er nimmt an, daß die Zellen im Körper der Tiere und Pflanzen kleine Körnchen oder Atome abstoßen, daß diese Zellkeimchen oder Keimchen (gemmules) mit den Körpersäften im ganzen Organismus zirkulieren, sich währenddem vervielfältigen und an bestimmten Stellen des Körpers sich zu Knospenanlagen oder Sexualelementen (Eier, Samen) aggregieren können. Auf diese Weise kommt es, daß die reproduktiven Elemente Keimchen von allen Zellen des Organismus in sich einschließen. Bei der Entwickelung der Knospe oder des Eies zum jungen Organismus bringen dann die Keimchen in bestimmter Reihenfolge wieder die nämlichen Zellenformen hervor, von denen sie im elterlichen Organismus ihren Ursprung genommen hatten. Der junge Organismus, der aus den Keimzellen hervorgeht, ist also nicht das Produkt dieser allein, sondern sämtlicher Zellen des elterlichen Organismus („Pangenesis"), und zwar in der Weise, daß jede Zelle durch Vermittelung der Keimchen ihre eigene Art erzeugt.

Die Pangenesishypothese scheint auf den ersten Anblick eine weitreichende Erklärungskraft zu besitzen. So würde z. B. eine Ver-

---

[1]) Diese allgemeinere Begriffsfassung ist den rein morphologischen Fassungen vorzuziehen. Vgl. Nägeli (s. unten Kap. 13) und Korschelt u. Heider, Allg. T., S. 81: „Wir verstehen unter Anlage jedes als geordnete Gruppe erkennbare oder doch vorzustellende System von Teilchen, welches vermöge besonderer Struktureigentümlichkeiten einen bestimmten Teil des ausgebildeten Zustandes hervorzubilden imstande ist."

[2]) Das Variieren usw., Bd. 2, S. 491—529. Vgl. auch Weismann, Aufsätze, S. 86; Keimplasma, S. 4; O. Hertwig, Zelle und Gewebe. II. S. 291; Allgem. Biologie, 2. Aufl., S. 569.

erbung erworbener Abänderungen, falls eine solche vorkommt, sehr leicht auf die vermittelnde Rolle der Keimchen zurückgeführt werden können, und die Erscheinungen des Rückschlages wären in der Weise zu erklären, daß die von den Zellen eines Individuums produzierten Keimchen unter Umständen mehrere Generationen hindurch latent bleiben und erst bei späteren Nachkommen zur Entfaltung gelangen.

Indessen fehlt der Hypothese die tatsächliche Unterlage, indem, wenigstens zu Darwins Zeit, die Annahme einer Abgabe der Keimchen in das Blut, einer Zirkulation und Zusammenscharung in den Fortpflanzungselementen in keiner Weise durch Beobachtungen gestützt werden konnte. Es handelt sich also nach Darwins eigenem Urteil um eine durchaus provisorische Hypothese. Immerhin ist aber durch diesen Erklärungsversuch „rein formaler Natur" (Weismann) zum ersten Male gezeigt worden, welche Erscheinungen überhaupt zu erklären sind, und eine der Grundvorstellungen Darwins kommt auch in den späteren Theorien wieder zum Vorschein, nämlich die Annahme, daß die verschiedenen Eigenschaften der Organismen im Keime durch gesonderte materielle Teilchen oder Anlagenträger repräsentiert werden.

Darwins Idee, daß allen Zellen des elterlichen Organismus ein gleicher Einfluß auf die Gestaltung des Kindes und damit auf die Vererbungserscheinungen zukommt, ist zunächst von keinem anderen Vererbungstheoretiker wieder aufgenommen worden, dagegen haben schon vor und insbesondere nach Darwin mehrere Forscher eine im gewissen Sinne entgegengesetzte Anschauung vertreten und zum Teil auch durch tatsächliche Beobachtungen zu stützen versucht, nämlich die Vorstellung, daß bei der Entwickelung der Organismen schon sehr frühzeitig eine Sonderung der Gewebs- und Fortpflanzungszellen, also der „personalen", der Erhaltung des Individuums dienenden und der „germinalen", für die Arterhaltung bestimmten Teile des Körpers stattfindet. Als Vertreter dieser Auffassung sind Owen (1849), Haeckel (1866), Brooks (1876), Rauber (1880) und Nußbaum (1879, 1880) zu nennen [1]).

Vorstellungen dieser Art liegen auch den verschiedenen Kontinuitätshypothesen zugrunde, welche eine von Generation zu Generation sich erstreckende, durch die generativen Körperelemente vermittelte Kontinuität bestimmter Substanzen annehmen und damit, wenigstens zeitlich betrachtet, als Vorläuferinnen der Weismannschen Lehre anzusehen sind.

Speziell Galton (1875) schließt an die Pangenesishypothese an und sucht diese zu verbessern. Er behält Darwins Anschauung bei, daß in den Fortpflanzungselementen zahlreiche Keimchen als Anlagemasse oder als Grundstock („stirp") für das neue Individuum ein-

---

[1]) Vgl. Weismann, Keimplasma, S. 260; Thomson, S. 411; bezüglich der Arbeiten Nußbaums vgl. auch Waldeyer, S. 401.

geschlossen sind, aber er nimmt im Gegensatz zu Darwin eine doppelte Bestimmung dieser Keimchen an. Ein Teil der letzteren gelangt nach Galton während der Entwickelung des jungen Organismus zur Entfaltung, diese werden also aktiv und leiten die Entwickelung des Individuums, indem sie den Charakter der einzelnen Zellen, Gewebe und Organe bestimmen. Die übrigen Keimchen dagegen bleiben in latentem, gebundenem Zustande und gehen schließlich in die Fortpflanzungszellen des neugebildeten Individuums über, um hier den „stirp" für das folgende zu bilden.

G. Jäger (1876) nimmt ein im Keim enthaltenes „Keimprotoplasma" als Ausgangspunkt für die Geschlechtsprodukte des jungen Organismus an. Bei der Ontogenese spalten sich die Teilungsprodukte dieses Keimprotoplasmas in zwei Gruppen: in die ontogenetische, welche das Einzelwesen aufbaut, und in die phylogenetische, welche reserviert wird, um zu geschlechtlichem Protoplasma langsam heranzureifen und so zum Keimprotoplasma der nächsten Generation zu werden. Jäger stellt also der Pangenesishypothese eine „Lehre von der Kontinuität des Keimprotoplasmas durch alle Generationen hindurch" gegenüber[1]).

Alle hier aufgezählten, unabhängig voneinander entstandenen Versuche, zu denen noch eine mit Weismanns erster Vererbungsschrift (1883) zeitlich zusammenfallende Äußerung Pflügers zu rechnen ist[2]), zeigen einen provisorischen oder gar nur gelegentlichen Charakter. Sie sind in demselben Sinne als Vorläufer der Weismannschen Vererbungstheorie zu betrachten, wie etwa die Schriften von Erasmus Darwin, Goethe und manchen anderen Denkern als Vorläufer der „Entstehung der Arten" bezeichnet werden. Wohl für jedes weitere und engere Wissensgebiet können Zeitperioden namhaft gemacht werden, in welchen durch die zunehmende Fülle und Reife der Kenntnisse und durch die von einzelnen, besonders markanten Entdeckungen ausgehenden Impulse die Forscher auf ganz bestimmte Synthesen und Formulierungen hingelenkt worden sind. Es werden dann an verschiedenen Stellen und in unabhängiger Weise dieselben Gedanken in weniger klarer oder in reiferer Form zum Vorschein kommen und ähnliche Begriffe gebildet werden, und es kann auch nicht ausbleiben, daß da und dort für den gleichen Gegenstand sogar die gleiche Bezeichnung gefunden wird. Die Voraussetzung aber, daß schließlich ein derartiger Gedanke beachtet wird, daß er zum Durchbruch gelangt und fruchtbar weiter wirkt, liegt nicht bloß in der vollkommenen, durch den Fortschritt der Kenntnisse herbeigeführten

---

[1]) Weismann ist auf das Jägersche Buch (1876) erst nach dem Erscheinen seiner ersten Schrift über die Vererbung (1883) aufmerksam geworden. Er erwähnte daher Jäger erst in seiner zweiten Schrift (1885; vgl. Aufsätze, S. 248), übersah aber bei diesem Zitat, daß schon Jäger den gleichen Ausdruck „Kontinuität des Keimprotoplasmas" benutzt hatte, den er selbst auf der letzten Seite seiner ersten Schrift (vgl. Aufsätze, S. 121) gebrauchte. Vgl. auch Keimplasma, S. 263, Anm. 1.

[2]) Vgl. Weismann, Aufsätze, S. 76.

Vorbereitung des Bodens, sondern vor allem in der Hervorhebung und glücklichen Kombination der entscheidenden Tatsachen, in der Klarheit der Fragestellungen und in der logischen Konsequenz und Vollständigkeit, mit welcher der Gedanke zur Durchführung gelangt. Für die Vererbungslehre der 80er und 90er Jahre kann es keinem Zweifel unterliegen, daß diese Voraussetzungen erst durch die Weismannschen Schriften erfüllt worden sind.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 11.

Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übers. von J. V. Carus. Stuttgart 1868.
Galton, F., A Theory of Heredity. Contemp. Rev., Bd. 27, 1875.
Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893—1898.
—, Allgemeine Biologie. 5. Aufl. Jena 1920.
Jäger, G., Zoologische Briefe. Wien 1876.
—, Lehrbuch der allgemeinen Zoologie. Leipzig 1879.
Thomson, J. A., Heredity. London 1908.
Waldeyer, W., Die Geschlechtszellen. Siehe Kap. 6, S. 61.
Weismann, A., Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885.
—, Aufsätze über Vererbung. Jena 1892.
—, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.

Zwölftes Kapitel.

Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung.

Weismann (geb. 1834, gest. 1914) geht bei seinen Betrachtungen von den Verhältnissen bei den Einzelligen aus und fragt, auf welche Weise bei diesen die Erscheinung der Vererbung zustande kommt [1]). Wenn sich ein einfacher organisiertes einzelliges Tier, z. B. eine Amöbe, durch Zweiteilung vermehrt, so teilen sich hintereinander Kern und Zelleib und es entstehen zwei Hälften, die sich in Größe und Beschaffenheit vollkommen gleichen. Das Mutterindividuum gibt dabei vollständig seine Individualität auf und setzt sich in jedem der beiden Tochterindividuen in gleicher Weise fort. Es besteht also eine stoffliche Kontinuität zwischen Mutter und Töchtern, und darauf beruht offenbar nicht bloß die morphologische Ähnlichkeit der letzteren mit dem Mutterindividuum, sondern auch ihre physiologische Übereinstimmung, d. h. ihre Fähigkeit, bestimmte Nahrungsstoffe in bestimmter Weise zu assimilieren, diese in Amöbenplasma von spezifischer Konstitution umzuwandeln und so durch Stoffzunahme oder Wachstum den Zustand des Mutterindividuums zu erreichen. Die stoffliche Kontinuität zwischen Mutter und Töchtern ist also die eigentliche Ursache ihrer Ähnlichkeit, d. h. der Vererbung [2]). Man kann in diesem Falle auch mit Darwin sagen, daß die Vererbung eine Form des Wachstums, oder, mit Haeckel, daß sie eine einfache Fortsetzung des Wachstums sei.

Nur bei wenigen Einzelligen dürfte der Vererbungsprozeß nach diesem einfachen, von Weismann angegebenen Schema zustande kommen. In der Regel kommt zu dem fortgesetzten Wachstum der Leibessubstanz noch ein weiteres Moment hinzu, nämlich eine größere oder geringere Anzahl von Neubildungsprozessen. Schon bei der Teilung der Amöbe muß, da die einzige im Muttertier vorhandene kontraktile Vakuole einseitig dem einen Tochtertier zugewiesen wird, in der anderen Tochter die Neubildung einer Vakuole stattfinden.

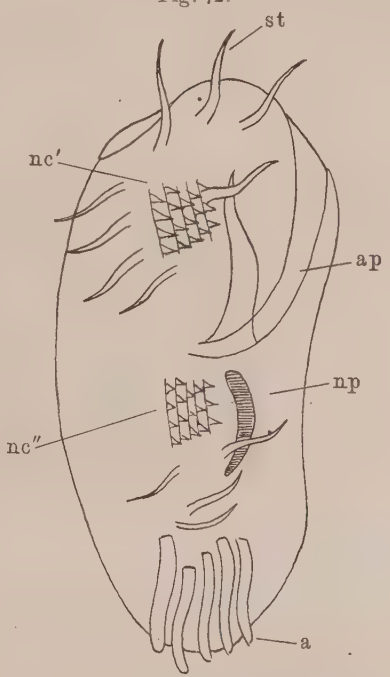
---

[1]) Über die Vererbung 1883.

[2]) Vgl. Weismann 1883 (Aufsätze, S. 80).

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei solchen Rhizopoden, welche eine einfache Schale mit großer Hauptöffnung besitzen und bei deren Zweiteilung das eine Tochtertier aus der Schale heraustritt, um sich eine Schale neuzubilden (monothalame Foraminiferen, manche tripylen Radiolarien). Ist ein aus Einzelstücken bestehendes inneres Skelett vorhanden, wie z. B. bei den Aulacanthiden, welche zahlreiche isolierte, radiär gestellte Kieselröhren (S. 31, Fig. 12) besitzen, so bringen die Tochtertiere nach der Teilung Kernsubstanz und Plasma durch einfaches Wachstum auf den Stand des Muttertieres, während das Kieselskelett, ebenso wie die Öffnungen der Zentralkapsel und andere Organellen in beiden Tochtertieren durch Neubildungsprozesse ergänzt werden. Die Möglichkeit aller solcher Neubildungen beruht aber darauf, daß die Tochterindividuen infolge der stofflichen Kontinuität mit dem Mutterorganismus auch alle Qualitäten und Potenzen des letzteren übernehmen und daher auch alle Sekretions- und spezifischen Formbildungsprozesse, auf welchen die Entwickelung der Skeletteile beruht, fortzusetzen imstande sind [1]). Zu diesen Potenzen gehört auch das Vermögen zu regulatorischer und ordnender Tätigkeit, wie es sich z. B. in der Herstellung der typischen Form der Zentralkapsel und in der definitiven Anordnung ihrer Öffnungen äußert.

Fig. 72.



Hypotriches Infusor (Stylonychia). Nach Wallengren.

st Stirncirren. *a* Aftercirren. *ap* und *np* Altes und neues Peristom. *nc'*, *nc''* Anlage der Cirrenkomplexe der beiden Töchter.

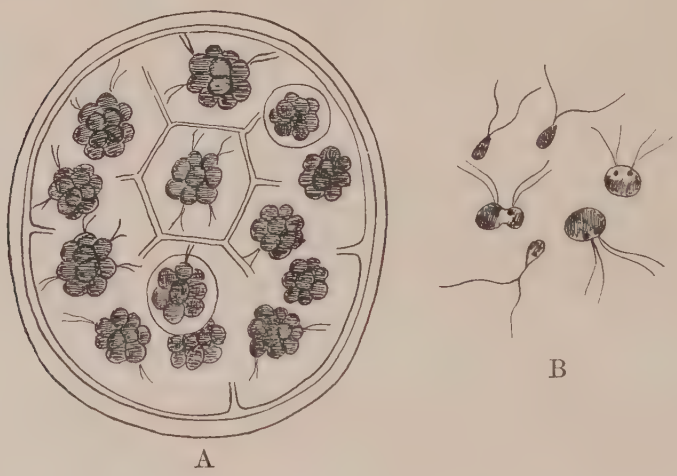
Nicht wesentlich verschieden sind solche Fälle, in denen bei der Zweiteilung die meisten Differenzierungen des mütterlichen Körpers zurückgebildet und in den Tochterindividuen neugebildet werden. Dies ist z. B. bei den hypotrichen Infusorien der Fall, bei welchen das ganze durch den Gebrauch abgenutzte Wimperkleid des Muttertieres, insbesondere auch die großen Stirn- und Aftercirren (Fig. 72, *st* u. *a*) und die Membranbildungen des Peristoms (*ap*) zurückgebildet und in den beiden Töchtern durch neue Bildungen (*nc'*, *nc''*, *np*) ersetzt werden [2]). Letztere entstehen an Stellen, die zum Teil

[1]) Bezüglich der Bildung der Skeletteile vgl. S. 31 (Fig. 12).
[2]) Vgl. Schuberg 1899 und Wallengren 1901.

weit entfernt von den alten Differenzierungen stehen. Die Vererbung kommt also auch hier nicht durch einfache Übernahme der mütterlichen Organisation zustande; sondern ist dadurch bedingt, daß infolge der Kontinuität der lebenden Substanz auch das spezifische Gestaltungs- und Differenzierungsvermögen von Generation zu Generation fortbesteht und sich bei jedem Vermehrungsakt aufs neue betätigt. Das Studium der Vererbung fällt also hier zu einem großen Teil zusammen mit dem Studium der die Differenzierung bestimmenden Faktoren (Jennings).

Eine Art Zwischenstufe zwischen den einzelligen und vielzelligen Organismen bilden in morphobiologischer und damit auch in ver-

Fig. 73.



Pandorina morum. Nach Pringsheim aus Lang.

A Kolonie mit Gametenhaufen (Tochterkolonien). B Freie Gameten, zum Teil in Kopulation.

erbungsgeschichtlicher Hinsicht die koloniebildenden Organismen aus der Phytoflagellatengruppe der Volvocineen. Bei einigen Formen, so bei Pandorina (S. 29, Fig. 10), besteht die Kolonie aus 16 oder 32 ganz gleichartigen, von einer Mutterzelle abstammenden Individuen, die in einer gemeinsam von ihnen ausgeschiedenen Gallerte eingebettet sind und ihre zwei Geißeln in radiärer Richtung über die Oberfläche der Kolonie hervortreten lassen. Die Kolonie pflanzt sich gewöhnlich in der Weise fort, daß alle Individuen auf Grund fortgesetzter Zweiteilung zu Gametenhaufen oder Tochterkolonien werden (Fig. 73, A), welche nach Auflösung der mütterlichen Gallerte selbständig umherschwärmen. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung dagegen werden die Einzelzellen nach dem Zerfall der Mutter- und Tochterkolonien frei und schwärmen als Gameten herum, um sich paarweise zur Bildung von Zygoten zu vereinigen (Fig. 73, B). Nach

einer Ruheperiode entsteht dann aus jeder Zygote durch Teilung eine junge Mutterkolonie. Im ganzen verhält sich also bei Pandorina jede einzelne Zelle in bezug auf die Fortpflanzung wie ein solitärer einzelliger Organismus, mit dem einzigen Unterschiede, daß die Geschwisterzellen längere Zeit miteinander im Kolonieverband bleiben. Das Vererbungsproblem ist also wie bei den echten Einzelligen ein Problem der Assimilation, des Wachstums und der Differenzierung.

Anders liegen die Verhältnisse bei der Gattung Volvox, bei welcher viele Hunderte von Individuen, im Durchschnitt 10000, zu einer Kolonie vereinigt sind. Der Fortschritt gegenüber Pandorina beruht darin, daß hier nicht mehr alle Individuen die Fähigkeit haben, die Art durch Bildung einer neuen Kolonie fortzupflanzen, vielmehr ist diese Fähigkeit an bestimmte Zellen gebunden, welche bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von einerlei, bei der geschlechtlichen von zweierlei Art sind. Man kann also zunächst unterscheiden zwischen den sterblichen somatischen oder Körperzellen, welche, solange die Kolonie wächst, durch Teilung ihresgleichen erzeugen und nach Ableistung ihrer animalen und vegetativen Lebensfunktionen bei der Auflösung der Kolonie zugrunde gehen, und den in gewissem Sinne unsterblichen[1]) Keim- oder Fortpflanzungszellen, welche bei Auflösung der Kolonie fortexistieren und eine neue Kolonie zu bilden imstande sind. Speziell bei der geschlechtlichen Fortpflanzung kommt noch eine weitere Arbeitsteilung hinzu, indem unter den Keimzellen eiähnliche weibliche Zellen oder Makrogameten und spermatozoenähnliche männliche Zellen oder Mikrogameten zu unterscheiden sind.

Die Vererbung sämtlicher Eigenschaften der Art, sowohl derjenigen der somatischen wie derjenigen der Geschlechtszellen, ist also hier ausschließlich eine Funktion der letzteren, und es ergibt sich daraus, daß diese zweierlei Potenzen oder Anlagen in sich einschließen müssen, nämlich die Anlagen der Charaktere der Somazellen und diejenigen der Eigenschaften der Geschlechtszellen. Erstere Anlagen sind in den Fortpflanzungszellen nur in potentia oder in „latentem" Zustande vorhanden, insofern wenigstens die ungeschlechtlichen Keimzellen und die Makrogameten gewisse Merkmale der somatischen Zellen, nämlich den Geißelapparat, den Augenfleck und die kontraktile Vakuole nicht selbst zur Entfaltung bringen, vielmehr nur fähig sind, Individuen, welche mit solchen somatischen Charakteren ausgestattet sind, durch Teilung aus sich hervorgehen zu lassen.

Ganz ähnlich verhalten sich nun offenbar auch die vielzelligen Organismen. Auch hier besteht ein Gegensatz zwischen den Körper-, Soma- oder Gewebszellen (Haut-, Nerven-, Muskel-, Drüsen-

[1]) „Unsterblich" insofern, als zwischen ihrer lebenden Substanz und derjenigen aller späteren Generationen eine stoffliche Kontinuität besteht, so daß in jeder Linie theoretisch die Möglichkeit unbegrenzter Fortdauer vorhanden ist.

zellen usw.) und den Keim- oder Fortpflanzungszellen, auch hier ist die Funktion der Vermehrung und Arterhaltung an die letzteren gebunden, und auch hier müssen diese in potentia (virtuell) sämtliche Qualitäten der Körperzellen in sich enthalten.

Wir stehen also damit vor der ersten Hauptfrage des Vererbungsproblems: Wie kommt die Keimzelle dazu, alle Qualitäten, Anlagen oder Vererbungstendenzen der Spezies in sich zu enthalten [1])?

Weismann ist der Ansicht, daß die morphologischen und physiologischen Tatsachen gegen die Annahme Darwins sprechen, daß die Keimzellen gewissermaßen ein Produkt oder einen Extrakt des ganzen Körpers darstellen, und ebenso gegen die Hypothese Nägelis, wonach die in den Keimzellen enthaltene Substanz während der Entwickelung einen Kreislauf von Veränderungen vollendet, der sie durch den Aufbau des neuen Individuums hindurch zum Ausgangspunkt zurückführt. Es bliebe also nur die Annahme übrig, daß die Keimzellen in ihrer wesentlichen und bestimmenden Substanz, dem Keimplasma, überhaupt nicht durch das Soma des Individuums bedingt und beeinflußt sind oder aus ihm hervorgehen, sondern direkt aus den elterlichen Keimzellen ihre Entstehung nehmen. Es besteht also eine Kontinuität des Keimplasmas von der Keimzelle der Mutter bis zur Keimzelle der Tochter, und zwar denkt sich Weismann diese Kontinuität zunächst in der Weise, daß bei der Eifurchung und beim weiteren Aufbau des Körpers ein Teil des Keimplasmas unverbraucht bleibt, um bald früher, bald später in Form der neuen Keimzellen sichtbar zu werden [2]).

Der Schwerpunkt der Keimplasmahypothese liegt also zunächst in der Annahme einer Kontinuität des Keimplasmas und nicht darin, daß diese Kontinuität äußerlich in einer durch histologische oder physiologische Charaktere ausgezeichneten, vom befruchteten Keim zu der Geschlechtsdrüsenanlage führenden Zellenfolge, in einer Keimbahn, zum Ausdruck kommt. Es ist aber klar, daß die früher erwähnten Fälle, in denen die ganze Reihe der Keimbahnzelle durch histologische Merkmale charakterisiert ist, und namentlich die Verhältnisse bei den Kopepoden, wo offenbar eine besondere Plasmasorte, das „Körnchenplasma", von einer Keimbahnzelle der anderen übermittelt wird [3]), als wertvolle Stützen der Kontinuitätshypothese betrachtet werden können.

Es soll an dieser Stelle nicht auf das zweite Hauptproblem der Vererbungslehre, auf die Frage, wie die in den Keimzellen eingeschlossenen Anlagen im jungen Organismus zur Entfaltung gelangen, eingegangen werden, aber es empfiehlt sich vielleicht, den Inhalt der Kontinuitätshypothese nochmals von etwas anderen Gesichtspunkten aus darzustellen.

---

[1]) Vgl. oben S. 107.
[2]) Aufsätze über Vererbung, S. 89, 323.
[3]) Siehe oben S. 55.

Es wurde früher gezeigt, daß „Vererbung“ im wesentlichen die Ähnlichkeit oder vollkommene Übereinstimmung des kindlichen mit dem Elternorganismus bedeutet. Diese Übereinstimmung erstreckt sich bekanntlich nicht bloß auf den erwachsenen Zustand, sondern auf alle einzelnen Entwickelungszustände, und beruht in letzter Linie zweifellos auf der Übereinstimmung der Keimzellen, aus welchen einerseits der elterliche, andererseits der kindliche Organismus hervorgegangen ist, also auf einer Übereinstimmung der Ausgangspunkte. Indem nun die Kontinuitätshypothese eine befriedigende Erklärung für die Übereinstimmung der Ausgangspunkte der Entwickelung gibt, indem sie diese Übereinstimmung eben auf die stoffliche Kontinuität zurückführt, erklärt sie auch den übereinstimmenden Entwickelungsverlauf und die Übereinstimmung aller einzelnen Entwickelungszustände bis zum fertigen Organismus, und somit also die Vererbung.

Man kann sich mit Weismann das Keimplasma auch als eine lang dahin kriechende Wurzel vorstellen, von welcher sich von Strecke zu Strecke einzelne Pflänzchen, d. h. die Individuen der aufeinanderfolgenden Generationen erheben.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 12.

Calkins, G. N., Protozoan germ plasm. Pop. Sci. Monthly, Dec. 1911.
Conklin, E. G., The mechanism of heredity. Sci., Vol. 27, 1908.
Jennings, H. S., Heredity, variation and evolution in Protozoa. I. Journ. Exp. Zool., Vol. 5, 1908.
Schuberg, A., Zur Kenntnis des Teilungsvorganges bei Euplotes patella. Verh. Med.-Nat. Ver. Heidelberg, N. F., Bd. 6, 1899.
Wallengren, H., Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. 15, 1901.
Weismann, A., Über die Vererbung. Jena 1883. (Aufsätze über Vererbung. Jena 1892. II.)
—, Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885. (Aufsätze. IV.)

Dreizehntes Kapitel.

Vererbungssubstanz, Keimplasma, Idioplasma.

Wie hat man sich nun die wesentliche und bestimmende Substanz der Keimzellen, das Keimplasma, also das eigentliche materielle Substrat der Vererbungserscheinungen zu denken?

Bald nach dem Erscheinen von Weismanns erster Vererbungsschrift (1883) trat Nägeli mit seiner „Mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre“ (1884) hervor. Die Anschauungen, welche Nägeli bezüglich der Vererbungserscheinungen vertritt, laufen in mancher Hinsicht mit denjenigen Weismanns parallel, auf der anderen Seite sind aber in diesem Werke eine Reihe eigenartiger Gedanken enthalten, welche für die weitere Entwickelung des Keimplasmabegriffes von großer Bedeutung gewesen sind [1]).

Nägeli nimmt wie Weismann eine besondere Vererbungssubstanz, ein Anlagenplasma oder Idioplasma [2]) an, welches gegenüber der übrigen lebenden Substanz, dem Ernährungs- oder Trophoplasma, an Masse stark zurücktritt, aber auf die spezifische Entwickelung und Gestaltung des letzteren und damit des ganzen Organismus einen bestimmenden Einfluß hat. Dies geschieht in der Weise, daß eine vom Idioplasma ausgehende Entwickelungsbewegung dem Trophoplasma mitgeteilt und hier durch den Umsatz der Nahrung unterhalten wird.

Nägeli dachte sich dieses Idioplasma in Gestalt von Strängen, die den ganzen Keim und später sämtliche Zellen des Organismus durchziehen und aus mikroskopisch unsichtbaren, reihenförmig angeordneten Kriställchen, den Micellen, zusammengesetzt sind. Letztere bestehen aus einer größeren oder kleineren Anzahl von Molekülen und sind ihrerseits wieder zu höheren Einheiten verschiedener Ordnung verbunden, welche die Anlagen der verschiedenen Zellen, Gewebesysteme und Organe des Organismus darstellen [3]).

---

[1]) Vgl. auch Weismann, Keimplasma, S. 13.

[2]) ἴδιος eigentümlich, eigenartig.

[3]) An einer anderen Stelle spricht Nägeli davon, daß jedes Organ und jeder Organteil seine Entstehung einer eigentümlichen Modifikation oder eher einem eigentümlichen Zustand des Idioplasmas verdanke.

Speziell das Idioplasma des Keimes stellt demnach ein mikroskopisches (besser: ultramikroskopisches) Abbild des makroskopischen erwachsenen Organismus dar, indem jede Eigenschaft des erwachsenen Organismus als Anlage in ihm enthalten ist.

Daraus ergibt sich die weitere wichtige Vorstellung, daß es ebenso viele Arten von Idioplasma gibt, als Kombinationen von Eigenschaften existieren, und daß innerhalb einer Spezies jedes Individuum aus einem etwas anders gearteten Idioplasma hervorgegangen ist.

Alles in allem kommt in der Nägelischen Lehre die Anschauung zum Ausdruck, daß die spezifische Entwickelung und Organisation durch die spezifische micellare Struktur oder die Architektonik des Idioplasmas bedingt ist. Man kann vielleicht auch sagen, daß die spezifische Organisation o eine Funktion der Idioplasmastruktur i ist: $o = f(i)$, und daß kleine Abänderungen in der Organisation do durch kleine Abänderungen in der micellaren Struktur des Idioplasmas bedingt sind: $o + do = f(i + di)$.

Das Idioplasma Nägelis ist keine sichtbare, mikroskopisch kontrollierbare Struktur, und es mußte also, wenn man in der Erkenntnis des materiellen Substrates der Vererbungserscheinungen weiter kommen wollte, als nächster Schritt versucht werden, das Idioplasma womöglich mit sichtbaren Organisationsverhältnissen in Zusammenhang zu bringen. Schon Nägeli hatte die Annahme ausgesprochen, daß das Idioplasmanetz besonders auch im Kern zusammengedrängt sei, vor allem aber haben Strasburger, O. Hertwig und Weismann die Ansicht zu begründen versucht, daß speziell die Kernsubstanz den Träger der Vererbungserscheinungen, also die Vererbungssubstanz, das Keim- oder Idioplasma, darstelle.

Die Beweise, welche von den genannten und von anderen Forschern zugunsten dieser Auffassung angeführt worden sind, liegen auf verschiedenen Gebieten.

Schon alle diejenigen Tatsachen, welche für eine wesentliche Beteiligung des Kernes an den formgestaltenden Zellprozessen sprechen, vor allem die mangelnde Regenerationsfähigkeit kernloser Protozoenfragmente [1]), dürfen zugunsten der Ansicht herangezogen werden, daß der Kern „den bestimmenden Faktor des spezifischen Wesens der Zelle“ [2]) darstelle und demnach eine wichtige Rolle bei der Vererbung spiele. Wenn ferner Roux [3]) zu dem Schlusse gelangt,

[1]) Vgl. die früher (S. 34) erwähnten Versuche von Nußbaum und Gruber.

[2]) Vgl. Weismann 1885 (Aufsätze, S. 222).

[3]) 1884, S. 15. Ob der äußeren Symmetrie des Kernteilungsvorganges immer auch eine symmetrische Teilung der kleinsten Teile entspricht, kann freilich nicht bewiesen werden. So hat Giglio-Tos zu zeigen versucht, daß die Teilung eines Biomoleküls in zwei ungleiche Teile viel leichter sein müsse, als in zwei gleiche Teile, und daß daher die unsymmetrische Teilung den häufigeren Modus darstellen müsse. Bezüglich der Rouxschen Folgerung vgl. auch R. Fick 1905, S. 185; Godlewski 1909, S. 110.

daß der so ungemein umständliche und verwickelte Prozeß der Karyokinese ein Mittel darstellen müsse, den Kern nicht bloß seiner Masse nach, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner Qualitäten nach zu teilen, so ergab sich von selbst die Folgerung, daß für die Entwickelung des Embryos der Kern wichtiger als der Zelleib sei, und daß also ersterem die führende Rolle bei den Vererbungsvorgängen zukommen müsse.

Noch unzweideutiger schienen die Beobachtungen über den Befruchtungsprozeß zu sein. Speziell bei der Befruchtung der Angiospermen gewinnt man den Eindruck, daß sich von männlicher Seite tatsächlich nur die Kernsubstanz beteiligt, insofern beide generative Kerne des Pollenschlauches (Fig. 47, p', p'') vollkommen nackt, d. h. ohne Cytoplasma, in den Embryosack eintreten, und der eine mit dem Eikern (oo), der andere mit dem sekundären Embryosackkern ($ps + pi$) kopulieren. Da nun bei Bastarden die Merkmale der väterlichen Stammpflanze sowohl im jungen Organismus als auch in dem vom sekundären Embryosackkern abstammenden Endospermgewebe hervortreten können, so scheint damit wiederum ein Beweis für die Annahme zu liegen, daß der Kern nicht bloß eine wichtige Rolle bei den Vererbungserscheinungen spielt, sondern sogar den ausschließlichen Träger der Vererbung darstellt[1]).

Bei den vielzelligen Tieren kann im Gegensatz zu den Angiospermen nicht in Abrede gestellt werden, daß außer dem Kern auch noch andere Teile der Samenzelle, mindestens das Mittelstück mit dem Centrosoma[2]), in die Eizelle eintreten. Trotzdem konnten gerade die bei der Befruchtung des Metazoeneies hervortretenden Erscheinungen als ein besonders gewichtiges Argument zugunsten der Annahme, daß die Kernsubstanz dem Idioplasma Nägelis entspreche, angeführt werden, und zwar auf Grund folgender Überlegungen. Da im allgemeinen, worauf schon Nägeli hingewiesen hatte, die beiden Eltern an der Zusammensetzung der in den Deszendenten vereinigten Merkmale in gleicher Weise beteiligt sind, so ist von vornherein zu erwarten, daß auch das von den beiden Eltern gelieferte materielle Vererbungssubstrat seiner Masse und Zusammensetzung nach gleichartig ist. Nun ist aber bekannt, daß gerade bei den vielzelligen Tieren ganz enorme Unterschiede zwischen der Masse des ganzen Eies und der ganzen Samenzelle bestehen — schon bei kleinen Eiern wie bei dem des Axolotls (Amblystoma) beträgt das Volumen des Eies das 50millionenfache gegenüber dem Volumen des Spermatozoenkopfes[3]) —, und es würde also, wenn das ganze Ei und die ganze Samenzelle als Vererbungssubstrat in Betracht

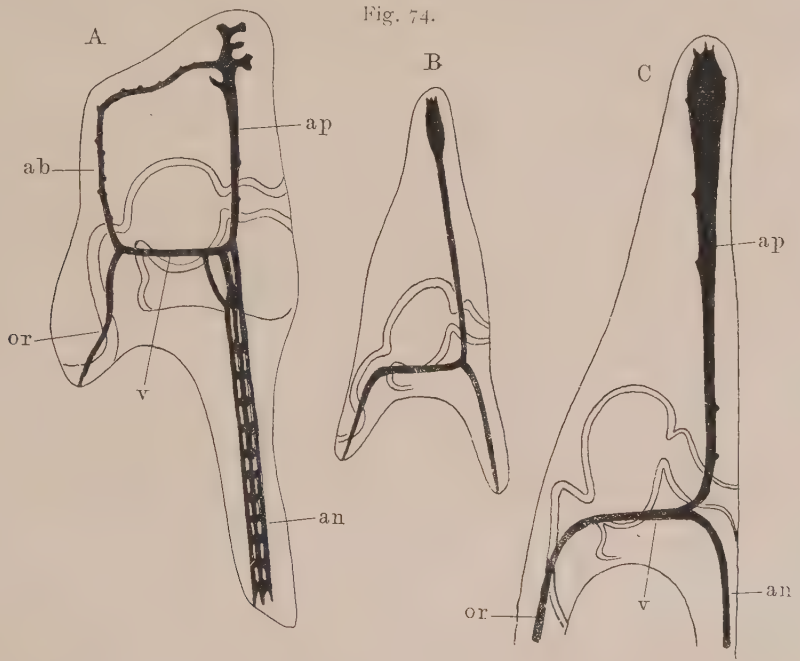
[1]) Vgl. Strasburger 1884, 1900; 1908, S. 533, 544. Vgl. hierzu auch Correns 1909, S. 338.

[2]) Vgl. oben S. 69 ff.

[3]) Vgl. auch die enorm großen Eizellen mancher Vögel (S. 67, Anm. 2).

kämen, jene Erwartung nicht erfüllt werden. Da aber, wie van Beneden zuerst beim Ascarisei gezeigt hat, bei der Kopulation die Kerne annähernd gleich groß sind und Chromosomen von gleicher Zahl und Beschaffenheit zur Entwickelung bringen (Fig. 43, S. 70), so lag die Annahme nahe, daß es die gleich gestalteten Kerne der im übrigen so verschieden gestalteten Geschlechtszellen sind, durch welche die gleichen Erbanteile der Eltern übermittelt werden (O. Hertwigs „Gesetz der Äquivalenz von Ei- und Samenkern").

Fig. 74.



Pluteuslarven von Sphaerechinus granularis (A) und von Echinus microtuberculatus (C). B Bastardlarve aus einem kernlosen Eifragment von Sphaerechinus. Nach Boveri.

ab Aufsteigende Stäbe der Abanalseite. *an* Analstäbe. *ap* Apikalstäbe. *or* Oralstäbe. *v* Seitliche Verbindungsstäbe.

Für die ausschließliche Rolle des Kernes bei den Vererbungserscheinungen schienen vor allem auch die Ergebnisse eines von Boveri ausgeführten Bastardierungsversuches zu sprechen. Nachdem bei Seeigeln die Möglichkeit der Merogonie festgestellt war, d. h. der Entwickelung eines Tieres aus einem eikernlosen, aber durch eine Samenzelle befruchteten Eifragment, hat Boveri eine Kreuzbefruchtung in der Weise ausgeführt, daß kernlose Eifragmente von Sphaerechinus mittels des Samens von Echinus (Parechinus) befruchtet wurden. Von vornherein war dann mit mehreren Möglichkeiten zu rechnen. Insbesondere konnten die aus den Eifragmenten entstehenden Zwerglarven hinsichtlich ihrer Gestalt und Skeletteile eine Mischung der

elterlichen Charaktere zeigen: dann wäre zunächst zu folgern gewesen, daß auch das Eiplasma bei der Vererbung beteiligt ist, da ja vom mütterlichen Organismus nur das Eiplasma und keine Kernsubstanz geliefert wurde. Oder es konnten die Zwerglarven ausschließlich den väterlichen Habitus zeigen: dann wäre dies zunächst so zu deuten gewesen, daß das Eiplasma nur die Rolle eines Nährbodens besitzt, und daß der Kern allein die Vererbung bestimmt. Nun zeigten in der Tat einige der Zwerglarven (Fig. 74, B), welche durch Fremdbefruchtung kernloser Eifragmente entstanden, ausschließlich väterliche Merkmale (vgl. Fig. 74, C), und so schien ein weiterer Hinweis gegeben zu sein, daß dem Kern bei der Vererbung eine überwiegende Rolle zukommt.

Ein strenger Beweis dafür, daß der Kern allein die Vererbung bestimme, konnte allerdings durch das Boverische Experiment nicht geliefert werden, denn unter Umständen können, wie spätere Versuche ergaben, auch Bastardlarven aus ganzen Eiern und solche aus eikernhaltigen Bruchstücken ganz nach dem väterlichen Typus gebildet sein (vgl. Boveri 1904, S. 105; 1907, S. 247)[1], und es mußte also mit der Annahme gerechnet werden, daß die betreffenden Eifragmente, auch wenn sie isoliert untersucht worden waren, nur scheinbar eikernlos und also die Grundlagen des Experimentes unsicher waren. In der Tat konnte Boveri später (1918) zeigen, daß beim Schütteln der Eier der Kern seine Membran verlieren und unsichtbar werden kann. Daß wirklich bei den ersten Versuchen Boveris Verhältnisse dieser Art mit im Spiele gewesen sind, scheint auch daraus hervorzugehen, daß bei Boveris späteren Versuchen (1918) kernlose Eifragmente von Sphaerechinus, mit Echinussperma befruchtet, nie bis zum Pluteus-, sondern nur bis zum Gastrulastadium gelangten, während allerdings bei der Kreuzung zwischen Echinus-♀ und Paracentrotus-(Strongylocentrotus-)♂ die merogone Entwickelung von Zwergpluteis aus kernlosen Eibruchstücken möglich ist.

So zeigt also der Versuch nur die „Möglichkeit einer künftigen Lösung" an (Boveri).

Auf Grund der hier aufgezählten Beobachtungen, denen manche andere angereiht werden könnten[2], wurde, insbesondere durch O. Hertwig, Strasburger und Weismann, die Hypothese vom Vererbungsmonopol des Kernes (Idioplasmakerntheorie) aufgestellt, wonach der Kern das eigentliche und ausschließliche materielle Substrat

[1] Welche Vererbungsrichtung überhaupt von den Bastardlarven der Seeigel eingeschlagen wird, ob mehr die väterliche oder die mütterliche, dürfte nach Untersuchungen von Vernon, Doncaster, Herbst und Tennent u. a. von der Jahreszeit bzw. der Temperatur des Seewassers abhängig sein. Vgl. Herbst 1906—1912; Tennent, Arch. Entw.-Mech., Bd. 29, 1910; Shearer, de Morgan u. Fuchs, Phil. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B, Vol. 204, 1914. Ein Einfluß der Alkalinität des Seewassers ist nicht nachweisbar (O. Koehler, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 15, 1916, gegen Tennent).

[2] Vgl. auch Baltzer, Arch. Zellf., Bd. 5, 1910, S. 590.

der Vererbungserscheinungen bildet. Diese Hypothese schließt die spezielle Annahme in sich, daß im Zustand der Kernteilung die Chromosomen die Vererbungsträger darstellen, und so haben sich aus dieser Auffassung die später zu besprechenden Chromosomenhypothesen der Vererbung herausentwickelt.

Welche Kernsubstanzen im Zustand der „ruhenden" Zelle die Rolle der Vererbungsmasse spielen, darüber gehen die Ansichten auseinander. Zunächst wurde fast allgemein die Meinung vertreten, daß die Chromatinkörnchen zur Bildung der Chromosomen zusammentreten, und dementsprechend wurde das Chromatin als die kontinuierliche, von Zellgeneration zu Zellgeneration überlieferte Vererbungssubstanz angesehen. Dieser Chromatinerhaltungshypothese ist aber, wie oben (S. 42) auseinandergesetzt wurde, neuerdings die Achromatinerhaltungshypothese gegenübergestellt worden, derzufolge der Schwerpunkt der Kontinuitätsfrage von der Chromatinsubstanz auf das alveolär strukturierte Grundplasma, das Achromatin, zu verlegen ist.

Gegen die Auffassung, daß dem Kern bei den Vererbungserscheinungen eine ausschließliche oder doch ganz überwiegende Rolle zufällt, haben sich mehrfache Stimmen erhoben[1]). So ist Verworn hauptsächlich auf Grund experimenteller Untersuchungen an Protozoen[2]) zu der Anschauung geführt worden, daß Kernsubstanz und Zellprotoplasma in gleicher Weise an dem Zustandekommen der Lebenserscheinungen beteiligt sind, und daß also auch die Vererbung dadurch bewirkt werde, daß beide Substanzen mit ihren gegenseitigen Stoffwechselbeziehungen übertragen werden. In ähnlicher Weise haben sich auch Loeb, Godlewski, Lundegård und andere Forscher geäußert.

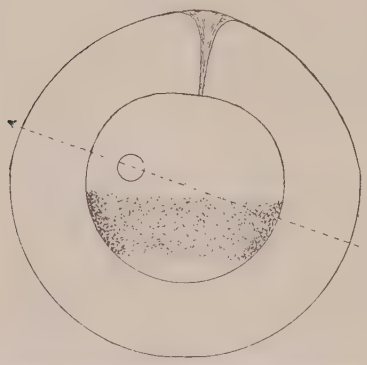
Besonders überzeugend schienen in dieser Richtung die Experimente Godlewskis zu sein. Godlewski hat kernlose Fragmente der Eier eines Seeigels (Echinus) mit dem Samen eines Haarsternes (Antedon), also eines Vertreters einer ganz anderen Echinodermenklasse, befruchtet und festgestellt, daß die Embryonen im Gastrulastadium das sogenannte primäre Mesenchym, also ein ausschließlich mütterliches Merkmal, zur Entwickelung bringen. Er schloß daraus, daß, wenigstens bis zum Gastrulastadium, auch ohne Vorhandensein des mütterlichen Kernes mütterliche Charaktere zum Vorschein kommen, und daß also auch dem Eiplasma ein Anteil an der Übertragung der elterlichen Arteigenschaften zuzuschreiben sei. Die Ergebnisse Godlewskis ließen sich mit den Befunden Boveris durch die Annahme vereinigen, daß während der ersten Periode der Eientwickelung

[1]) Ausführliche Kritiken der für die Chromosomenhypothesen der Vererbung angeführten Argumente finden sich u. a. bei Fick 1909, Godlewski 1909, M. F. Guyer, Univ. Stud. Cincinnati (II), Vol. 5, 1909, Vl. Ruzička, Zeitschr. Allg. Phys., Bd. 10, 1909, Demoll 1910, Lundegård 1910.

[2]) Siehe Kap. 4, S. 39.

die Konstitution des Eiplasmas maßgebend ist und die Chromosomen nur durch gewisse generelle Eigenschaften wirksam sind, und daß erst in einer zweiten Periode die Chromosomen durch ihre spezifischen Eigenschaften zur Geltung kommen (Boveri)[1]; indessen ist sehr gut möglich, daß die Eifragmente nur scheinbar kernlos waren (s. oben S. 122), und daß das Fremdsperma, ähnlich den verschiedenen Agenzien bei künstlicher Parthenogenese, nur die Rolle eines Entwickelungserregers spielte, während das väterliche Chromatin, ohne an der Entwickelung aktiven Teil zu nehmen, eliminiert wurde (s. S. 74). Dann läge eine nur durch mütterliche Kernsubstanz geleitete Entwickelung vor und die Versuchsergebnisse wären nicht geeignet, die vererbende Eigenschaft des Eiplasmas zu beweisen.

Fig. 75.



Polarität des Strongylocentrotus-Eies. Nach Boveri.

Der durch die variable, exzentrische Lage des Eikerns gekennzeichnete Eidurchmesser stellt nicht, wie früher angenommen wurde, die eigentliche Eiachse dar. Diese geht vielmehr durch den animalen Pol, der durch einen die Richtungskörper aufnehmenden Kanal der Gallerthülle gekennzeichnet ist, und läuft senkrecht zur Pigmentzone.

Von anderer Seite, so namentlich von Rabl, ist besonders auf diejenigen Beobachtungen zum Teil experimenteller Art hingewiesen worden, aus welchen eine Determination (Präformation) bestimmter Körperteile im Eiplasma des Keimes hervorgeht. Die reifen, noch ungeteilten Eier mancher Tiere lassen nämlich eine deutliche Schichtung der Eimaterialien erkennen, wobei sich eine zu dieser Schichtung senkrechte Eiachse als Hauptachse mit ungleichartigen Polen heraushebt und damit eine polare Struktur (Polarität) des Eies, in einigen Fällen auch ein bilateral-symmetrischer Eibau zum Vorschein kommt. Vielfach läßt sich nun zeigen, daß die einzelnen, durch die Schichtung gekennzeichneten Eiregionen das Material für ganz bestimmte Organe liefern. So weist das reife Ei des Seeigels Strongylocentrotus lividus (Fig. 75) in der „unteren“ (vegetativen) Hemisphäre eine gürtelförmige Zone rötlichbraunen Pigmentes auf: die betreffende Eizone bildet bei der normalen Entwickelung den Darm und seine Derivate, während die helle Kappe am „oberen“ (animalen) Pol den Ektoblast, diejenige am unteren Pol das primäre Mesenchym und Larvenskelett liefert[2]. Am reifen Ei der Ascidie Cynthia (Fig. 76) befindet sich außer anderen Differenzierungen an der einen Seite der vegetativen Eihälfte

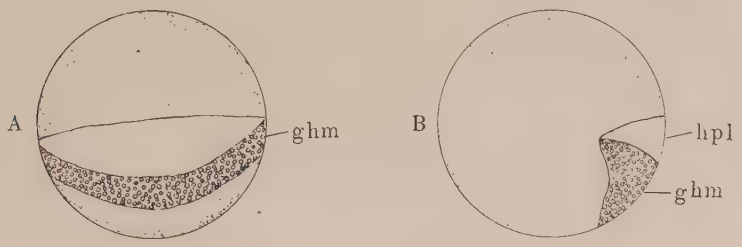
[1]) Vgl. Boveri 1907, S. 249, Demoll 1910, S. 158, sowie Schaxel, Arch. mikr. Anat., Bd. 75, 1910, S. 588.

[2]) Boveri 1901.

eine halbmondförmige Partie gelben Protoplasmas, aus welcher das Mesoderm hervorgeht [1]).

Auch durch das Experiment können derartige Abhängigkeiten nachgewiesen werden. Bei den Eiern verschiedener Tiere ruft nämlich die Entfernung gewisser Teile des Eiplasmas einen Ausfall bestimmter

Fig. 76.

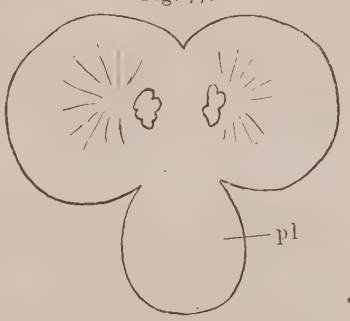


Reifes Ei von Cynthia. Nach Conklin.

A von der Seite, B von hinten. *ghm* gelber Halbmond, *hpl* helles Plasma.

Organe hervor, und man kann daraus schließen, daß in den weggeschnittenen Teilen die Anlagen für die betreffenden Körperteile vorgebildet sind. Das Ei der Röhrenschnecke (Dentalium) ist in ähnlicher Weise, wie das Strongylocentrotusei, durch einen Pigmentring in drei Zonen gegliedert. Während der ersten Teilung wölbt sich das Eimaterial der unteren helleren Kappe in Form einer Kugel vor (Fig. 77, *pl*) und, wenn dieser sogenannte Pol- oder Dotterlappen amputiert wird, so entwickelt sich eine Larve, bei welcher das Hinterende und ebenso der am Scheitel befindliche Wimperschopf (das Apikalorgan) nicht ausgebildet ist (Fig. 78, B) [2]). Man darf also hier annehmen, daß das Material des Pollappens für die Bildung dieser beiden Körperteile unentbehrlich ist [3]).

Fig. 77.



Ei von Dentalium in Zweiteilung mit Pollappen *pl*. Nach Wilson.

Man war anfangs geneigt, speziell jene fein- oder grobkörnigen, durch verschiedene Farbe oder Färbbarkeit ausgezeichneten ooplas-

---

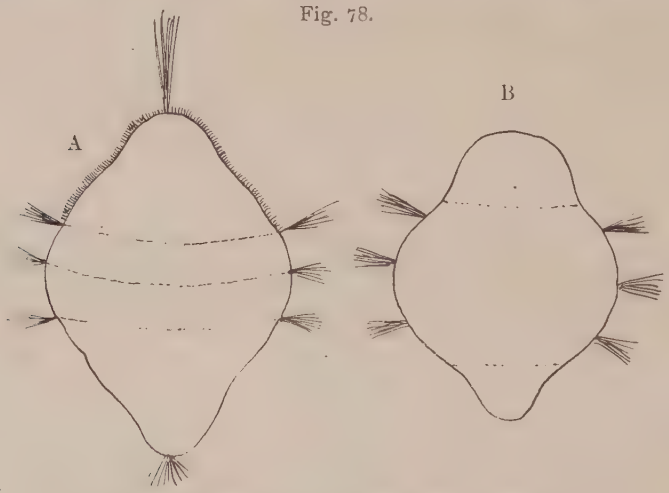
[1]) Vgl. die Photographien nach dem lebenden Objekt bei E. G. Conklin 1905, sowie Journ. Exp. Zool., Vol. 2, 1905, S. 209 und Vol. 10, 1911.

[2]) Wilson 1904.

[3]) Über andere Beobachtungen dieser Art und über das ganze „Determinationsproblem" vgl. besonders die Kontroverse zwischen Roux (1895, bes. Nr. 26, 27, 28, 33, und Arch. Entw.-Mech., Bd. 1, 1895, S. 596) und O. Hertwig (Arch. mikr. Anat., Bd. 42, 1893 und 1894), ferner Driesch (1899, 1906), Heider 1900, Korschelt u. Heider, Allg. Teil, S. 81 ff., Rabl 1906, Herbst 1912.

matischen Differenzierungen [1]), wie sie bei Seeigeln, Ascidien und Mollusken auftreten, als organbildende Substanzen im eigentlichen Sinne zu betrachten und ihnen also eine bestimmte aktive Rolle bei der Gestaltung und damit auch bei der Vererbung zuzuweisen. Indessen kann man z. B. bei Mollusken durch Zentrifugierungsversuche die betreffenden Substanzen in beliebige Lage zur primären, meist durch den Ort der Richtungskörperbildung gehenden Eiachse bringen, und da sie in diesem Falle während der Entwickelung in die verschiedensten Teile des Embryos gelangen, so ist zu folgern, daß jedenfalls diese sichtbaren, beweglichen Eiteile nicht den Charakter von organbildenden Substanzen oder cytoplasmatischen Vererbungsträgern

Fig. 78.



A Normale, B Defektlarve von Dentalium. Nach Wilson.

haben können. Die Polarität oder Bilateralität des Eies und die mit ihnen zusammenhängenden erblichen Eigenschaften des Organismus müssen vielmehr in einer unsichtbaren, durch das Zentrifugieren nicht zerstörbaren Struktur des Eiplasmas begründet sein, die unter normalen Verhältnissen in der Schichtung der vom Eiplasma produzierten sichtbaren Plasmaprodukte zum Ausdruck kommt [2]).

Zum Schluß ist eine von Benda [3]) und besonders von Meves vertretene Ansicht zu erwähnen. Danach würden speziell die als

[1]) Bei einigen Objekten, z. B. bei Ascaris (Boveri 1910) und Süßwasserpulmonaten (Conklin 1910), sind solche Differenzierungen am lebenden Ei nicht sichtbar, wohl aber gelingt es, durch Zentrifugieren der Eier mehrere, normalerweise durcheinander gemengte, verschieden schwere Substanzen voneinander zu sondern, so daß sie übereinandergeschichtet werden.

[2]) Vgl. Morgan u. Lyon 1907, S. 156; Conklin 1910, S. 477; Herbst 1912, S. 576.

[3]) Benda, Erg. Anat. u. Entw., Bd. 12 [1902], 1903; Meves 1908, 1911; Giglio-Tos u. Granata, Biologica, 2, 1908; Held 1916. Vgl. die Einwände von Demoll 1910, Lundegård 1910, Montgomery, Biol. Bull., Vol. 22, 1912.

Mitochondrien (Plastochondrien, Plastosomen, Plasmosomen) bezeichneten faden-, stäbchen- oder körnchenförmigen Einschlüsse der Samen-, Ei- und Embryonalzellen vieler Tiere (Fig. 79) denjenigen Teil des Cytoplasmas darstellen, welcher bei der Befruchtung die Übertragung erblicher Eigenschaften vermittelt. Zugunsten dieser Auffassung scheint zu sprechen, daß nach neueren Untersuchungen von Held im Ascarisei während der Befruchtungsvorgänge eine ausgiebige, durch Plasmaströmungen unterstützte Durcheinandermengung der „spermiogenen" und „oogenen" Plasmosomen und ferner eine selbständige Vermehrung dieser Granula erfolgt [1]). Welches allerdings die wirkliche Natur aller dieser Gebilde ist, inwieweit sie wirklich differenziertes lebendes Protoplasma oder nur Plasmaprodukte darstellen, und welche spezielle vererbungsgeschichtliche Bedeutung ihnen zukommt, läßt sich zurzeit nicht sagen.

Fig. 79.

Darmepithelzellen eines Hühnerembryos mit Mitochondrien im Cytoplasma. Nach Meves.

Von allen genannten Angaben sprechen diejenigen über die Präformation bestimmter Primitivorgane auf Grund einer schon im ungeteilten Ei gegebenen Polarität oder Schichtung der Eimaterialien am eindeutigsten dafür, daß gewisse generelle Qualitäten, welche also größeren, über den Spezies stehenden systematischen Kategorien gemeinsam sind, durch die Konstitution des Eiplasmas bestimmt sind. Diesen Beobachtungen reihen sich Befunde bei Seeigelkreuzungen an, wonach in der ersten Entwickelungsperiode eine Anzahl von Qualitäten, so der Furchungstypus, der Habitus der Furchungs- und Blastulazellen, die Entwickelungsgeschwindigkeit und in der Hauptsache auch die Größe der Larven, einen rein mütterlichen Charakter haben und wahrscheinlich ebenfalls ausschließlich durch die Organisation des Eiplasmas bedingt sind [2]). Daß der Furchungstypus speziell auch bei den Wirbeltieren von der Masse und Anordnung des Dottermaterials, also indirekt vom Eiplasma, abhängt, ist eine allgemein bekannte Tatsache.

---

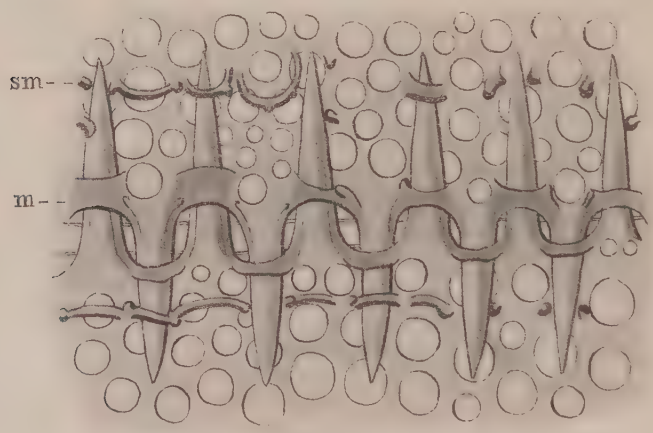
[1]) Bei einigen Tieren, besonders bei Peripatus (Th. H. Montgomery, l. c.), entledigen sich die Spermatozoen vor dem Eindringen in das Ei ihrer Mitochondrien, was gegen ihre vererbungsgeschichtliche Bedeutung sprechen würde.

[2]) Nach Beobachtungen von Boveri, Driesch, Godlewski, Peter. Vgl. besonders Boveri 1903, S. 354 ff. und 1907, S. 245 ff. Bezüglich der Stellung der Botaniker zur Frage nach der vererbungsgeschichtlichen Bedeutung des Zellplasmas und seiner Einschlüsse vgl. Correns 1909, S. 331; Lundegård 1910 und Tischler 1920.

Bei Einzelligen dürfte die Organisation des Zellplasmas auch für ausgesprochen spezifische Charaktere maßgebend sein. Dies dürfte z. B. für die tripyleen Radiolarien gelten, bei welchen die hochspezialisierten Kieselbildungen, z. B. das „Schloß" der ähnlich den Muscheln von zwei Halbschalen eingeschlossenen Conchariden (Fig. 80), auf Grund eines komplizierten Ineinandergreifens von Abscheidungs-, Wachstums- und Sprossungsvorgängen zustande kommen[1]). Man gewinnt hier den Eindruck, daß die spezifische Formbildung viel mehr durch die innere, nach verschiedenen Richtungen hin verschieden beschaffene (anisotrope) Struktur, durch den spezifischen „promorphologischen" Aufbau des Weichkörpers, als durch den mächtigen, mit zahlreichen (1200 bis 1600) gleichartigen Chromosomen ausgestatteten, anscheinend monoton gebauten Kern bedingt ist, und daß der letztere offenbar mehr die Funktion einer „Kerndrüse", als die eines eigentlich formbestimmenden Organs besitzt.

Auf der anderen Seite ist als sicher anzunehmen, daß in späteren Entwickelungsphasen, bei Seeigeln vom Gastrulastadium an, die Kern-

Fig. 80.



Schloßbildung eines tripyleen Radiolars (Conchoceras).

Die beiden hemisphärischen Halbschalen sind miteinander durch Zahnreihen verbunden, welche ineinander greifen, wie die Finger einer gefalteten Hand. Die Zahnreihe der einen Halbschale ist mit der anderen Halbschale durch zwei aus ösenartigen Kieselbrücken oder Doppelpfeilern bestehenden Führungen (*m* marginale, *sm* submarginale Führung) verbunden. Diese bewirkt, daß bei Volumenveränderungen des Weichkörpers oder bei Kollisionen mit anderen Organismen die Halbschalen sich nicht übereinanderschieben können.

substanz bei der Ausbildung spezifischer, rassenmäßiger und individueller (familiärer) Merkmale die führende Rolle spielt. Neben den im Anfang des Kapitels angeführten Gründen spricht für diese Aufgabe des Kernes vor allem die Tatsache, daß trotz des ungeheuren Übergewichtes, welches die Eizellen in bezug auf die cytoplasmatischen Bestandteile des befruchteten Keimes gegenüber dem Spermium besitzt, das neue Individuum doch dem Vater ganz ebenso ähnlich sein kann, wie der Mutter[2]), daß z. B. bei den Seeigeln das Skelett der Pluteuslarve (vgl. Fig. 74), obgleich seine

[1]) Vgl. auch S. 31, Fig. 12, sowie unten Fig. 108.
[2]) Boveri 1907, S. 246.

Entwickelungsbedingungen sicher zum großen Teil im Eiplasma liegen, in seinem Typus ebenso stark vom Spermium beeinflußt werden kann, wie vom Ei. Auch die Tatsache, daß vielfach reziproke Bastarde, also die Produkte aus den Kreuzungen A ♂ × B ♀ und B ♂ × A ♀, vollkommen identisch sind, lehrt, daß das Eiplasma, das ja in dem einen Falle von der einen, im anderen von der anderen Art stammt, die Ausbildung der spezifischen Merkmale nicht beeinflußt[1]).

Eine scharfe Grenze zwischen den Wirkungen der Kernsubstanzen und des Eiplasmas ist natürlich nicht zu ziehen[2]), denn auch bei der Bildung der im Eiplasma präformierten Primitivorgane spielen natürlich Kern und Chromosomen eine wichtige physiologische, wenn auch nicht spezifische Rolle, indem sie auf Grund des Kern-Zellplasma-Stoffwechsels bei der Ernährung und bei der Teilung der Zellen beteiligt sind.

Daß überhaupt auch Erscheinungen mehr genereller Art durch den Kern beherrscht und kontrolliert werden, wird durch Experimente O. Hertwigs[3]) nahegelegt. Wird Froschsamen mit Radium oder Mesothorium bestrahlt, so zeigen die damit befruchteten Eier die gleichen Krankheitserscheinungen (abnorme Gastrulation, Spina bifida usw.), wie sie bei Bestrahlung der unbefruchteten Eier und nachfolgender Befruchtung mit gesundem Samen zustande kommen. Aus der Tatsache, daß die Bestrahlung der vorzugsweise aus Kernsubstanz bestehenden Samenfäden ebenso wirkt wie die des unbefruchteten, viele tausend Male größeren Eies, kann ebenfalls gefolgert werden, daß Eiplasma und Dottermaterial im Vergleich mit der Kernsubstanz einen verhältnismäßig geringen Einfluß auf die Entwickelung haben.

Um den Gegensatz zwischen Kernsubstanz und Eiplasma, der in vielen Darstellungen vielleicht zu sehr hervorgehoben wird, auf das richtige Maß zu bringen, ist im übrigen darauf hinzuweisen, daß das Kern- und das Zellplasma jeder Spezies zweifellos in bezug auf die generellen und spezifischen Strukturen und Potenzen miteinander übereinstimmen und in erster Linie nur insofern verschieden sind, als durch diese Verschiedenheit der Kern-Zellplasma-Stoffwechsel ermöglicht wird[4]). Sie stellen also ernährungsphysiologische Varianten einer und derselben Plasmasorte, des Artplasmas, dar und, ebenso wie in den Prophasen der Kernteilung nach Auflösung der Kernmembran überschüssiges Kernplasma in Cytoplasma transformiert werden kann, was besonders bei der Vorbereitung des Keimbläschens zur ersten Reifungsteilung in einer vielfach sehr starken Verkleinerung der Chromosomen hervortritt (S. 58, Fig. 32, A und B), so kann umgekehrt Cytoplasma in Kernplasma umgewandelt werden, wie dies besonders während der Eifurchung in der allmählichen Änderung der Mengenverhältnisse von Kern- und Zellsubstanz, nach

---

[1]) Vgl. Boveri 1903, S. 360.

[2]) Vgl. Boveri 1903, S. 357 ff.

[3]) Vgl. O. Hertwig 1911, sowie Günther u. Paula Hertwig, Arch. mikr. Anat., Bd. 84 (II), 1914, S. 84.

[4]) Vgl. auch Kap. 4, S. 34.

R. Hertwigs Definition in der Herstellung der normalen Kernplasmarelation, zum Ausdruck kommt[1]).

Es ist ferner anzunehmen, daß auf Grund dieser weitgehenden konstitutionellen Übereinstimmung der beiden Plasmasorten bei gewissen Zustandsänderungen (konstitutionellen Verschiebungen) der einen Sorte auch die andere in gleichem Sinne umgestimmt werden kann, und daß, wenn beispielsweise in ein Zellplasma *a* ein rassenfremder Kern *b'* importiert oder der Kern mutativ verändert wird, das erstere durch den letzteren in den adäquaten Zustand *a'* umgeprägt (assimiliert) werden kann und als Resultat dieses Assimilationsprozesses eine bestimmte, vorher „latente" Potenz *A'* des Artplasmas zur Entfaltung bringt.

Eine solche Umprägung wird dadurch ermöglicht oder erleichtert, daß jedes Artplasma an und für sich pluripotent ist, d. h. das Vermögen besitzt, unter besonderen, die Lebensfähigkeit nicht berührenden Bedingungen bestimmte, vom Typischen abweichende, bei verwandten Arten oder Gattungen normalerweise sich äußernde Entwickelungsrichtungen einzuschlagen, so daß „Transversionen" entstehen[2]). Wenn z. B. bei Seeigelkreuzungen die Pluteuslarve unter Umständen auch bei Vorhandensein eines mütterlichen Kernes einen rein väterlichen Habitus zeigt (S. 122), so mag dabei eine im Laufe der Entwickelung stattfindende Umprägung des Zellplasmas durch das artfremde Kernplasma, ein Herausholen virtueller Potenzen aus dem Zellplasma mit im Spiele sein. Bei sehr starker Heterogenität des Kern- und Cytoplasmas unterbleibt freilich eine eigentliche Umstimmung, und es wird, z. B. bei der Besamung von Seeigeleiern mit Mollusken- oder Annelidensperma, der Fremdkern, ähnlich den die künstliche Parthenogenese bewirkenden Agenzien, nur als Stimulus für die Auslösung der Eientwickelung wirken und das Eiprotoplasma demgemäß überhaupt nur seine eigenen Potenzen zur Entfaltung bringen.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 13.

Boveri, Th., Über die Befruchtungs- und Entwickelungsmöglichkeit kernloser Seeigeleier usw. Arch. Entw.-Mech., Bd. 2, 1895.

—, Die Polarität von Oocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus liv. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 14, 1901.

[1]) Boveri (1905, S. 60) hat hervorgehoben, daß sich die Kernsubstanz bei der Eifurchung mit jedem Teilungsschritt verdoppelt, insofern nach jeder mitotischen Halbierung der Tochterkern annähernd auf das Volumen des Mutterkerns wiederum heranwächst, daß aber andererseits die Zellsubstanz im ganzen nicht nur nicht wächst, sondern sogar durch die auf ihre Kosten wachsende Kernsubstanz vermindert wird. Zu diesem Gegenstand vgl. besonders auch R. Hertwig 1903, 1908, Boveri 1905. Über die Notwendigkeit gewisser Einschränkungen der R. Hertwigschen Theorie vgl. Conklin, Journ. Exp. Zool., Vol. 12, 1912 und Calkins, Biol. Bull., Vol. 21, 1911.

[2]) V. Haecker, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 1, 1909; 1913, S. 63, 78.

Boveri, Th., Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere. Arch. Entw.-Mech., Bd. 16, 1903.
—, 1904, 1905, 1907, s. Kap. 5, S. 48.
—, Die Potenzen der Ascarisblastomeren bei abgeänderter Furchung. Festschr. f. R. Hertwig, Jena 1910, Bd. 3.
—, Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen usw. Arch. Entw.-Mech., Bd. 44, 1918 (veröff. durch Marcella Boveri).
Conklin, E. G., Organ-forming substances in the eggs of ascidians. Biol. Bull., Vol. 8, 1905.
—, The effects of centrifugal forces upon ... the eggs of fresh water pulmonates. Journ. Exp. Zool., Vol. 9, 1910.
Correns, C., Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 2, 1909.
Demoll, R., Zur Lokalisation der Erbanlagen. Zool. Jahrb. (Allg. Zool. u. Phys.), Bd. 30, 1910.
Driesch, H., Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Arch. Entw.-Mech., Bd. 7, 1898.
—, Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Arch. Entw.-Mech., Bd. 8, 1899.
—, Die Physiologie der tierischen Form. Erg. Phys., 5. Jahrg., 1906.
Fick, R., Betrachtungen über die Chromosomen usw. Erg. Anat. u. Phys., 1905.
Giglio-Tos, s. Kap. 3, S. 27.
Godlewski, E. jun., Unters. ü. d. Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. Entw.-Mech., Bd. 20, 1906.
—, Plasma und Kernsubstanz in der ... Entwickelung der Echiniden. Arch. Entw.-Mech., Bd. 26, 1908.
—, Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwickelungsmechanik betrachtet. Leipzig 1909.
—, Studien über Entwickelungserregung. Arch. Entw.-Mech., Bd. 33, 1911.
Haecker, V., Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz. Jena 1913.
Heider, K., Das Determinationsproblem. Verh. D. Zool. Ges. 1900.
Held, H., 1916, s. Kap. 7, S. 77.
Herbst, C., Vererbungsstudien. I—VII. Arch. Entw.-Mech., Bd. 21—34, 1906—1912 (besonders VI, Bd. 27, 1909 und VII, Bd. 34, 1912).
—, Artikel: Entwickelungsmechanik. Handw. Naturw., Bd. 3, 1912.
Hertwig, O., Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Jena 1885.
—, Zeit- und Streitfragen d. Biol. I. Präformation oder Epigenesis? Jena 1894.
—, Der Kampf um die Kernfragen der Entw.- und Vererbungslehre. Jena 1909.
—, Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Arch. mikr. Anat., Bd. 77, 1911 (vgl. auch Sb. Preuß. Akad. Wiss. 1911, 1913).
—, Disharmonische Idioplasmaverbindungen usw. Scientia, Bd. 12, 1912.
Hertwig, R., 1903, 1908, s. Kap. 4, S. 39.
Korschelt, E. u. Heider, K., s. Kap. 6, S. 61.
Lundegård, H., Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 48, 1910.
Meves, F., Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. mikr. Anat., Bd. 72, 1908; ferner: Bd. 76, 1911; Bd. 80, 1912; Bd. 82, 1913; Bd. 84, 1914; Bd. 87, 1915.
Morgan, T. H. u. Lyon, E. P., The relation of the substances of the egg etc. to the location of the embryo. Arch. Entw.-Mech., Bd. 24, 1907.
Nägeli, C., Mechanisch-physiol. Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig 1884.
Rabl, C., Über „organbildende Substanzen" und ihre Bed. für die Vererbung. Leipzig 1906.
Roux, W., Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1884.

Roux, W., Einleitung zu den Beitr. zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Zeitschr. Biol., Bd. 21, 1885.
—, Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik. Leipzig 1895.
Strasburger, E., Neue Unters. über den Befruchtungsvorgang usw. Jena 1884.
—, Einige Bem. zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" b. d. Angiospermen. Bot. Z. 1900.
—, 1908, s. Kap. 9, S. 96.
Tischler, G., Über die sog. „Erbsubstanzen" und ihre Lokalisation in der Pflanzenzelle. Biol. Centralbl., Bd. 40, 1920.
Weismann, A., 1883, 1885, s. Kap. 12, S. 117.
—, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
Wilson, E. B., Exp. Studies on germinal Localization. I—II. Journ. Exp. Zool., Vol. 1, 1894.

Vierzehntes Kapitel.

Das Lamarcksche Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. I.

Allgemeines. Medizinische Begriffe. Pseudoheredität.

Durch die Aufstellung der Kontinuitätshypothese wurde Weismann unmittelbar vor das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften geführt und damit wurde gleichzeitig die allgemeinere Frage aufgerollt, inwieweit überhaupt äußere Faktoren erbliche Abänderungen hervorrufen können, also das Problem der Vererbung „erworbener Anlagen" (O. Hertwig) oder exoblastogener Abänderungen.

Es ist klar, daß es sich hier um Fundamentalfragen der Biologie handelt, deren praktische Bedeutung für Tier- und Pflanzenzüchter, für Mediziner und Soziologen ohne weiteres einleuchtend ist.

Weismann ging zunächst (1883) von der Frage aus, wie es möglich gewesen sei, daß an irgend einem Punkte der Stammesgeschichte von Volvox die Keimzellen einer Kolonie die Fähigkeit erlangt haben, durch Teilung zweierlei Zellarten, die Keim- und Körperzellen (S. 115), hervorzubringen, während bei ihren Vorfahren, ehe eine Differenzierung von Keim- und Körperzellen eingetreten war, alle Zellen immer nur ihresgleichen erzeugten. Zunächst besteht die Möglichkeit, daß einige Zellen der Kolonie durch Anpassung an besondere Lebensbedingungen zu Körperzellen differenziert wurden und nun durch Abgabe von Stoffteilchen die Natur der Keimzellen derart umgestalteten, daß diese bei der folgenden Teilung sich in ungleiche Hälften teilten. Einer solchen, mit Lamarcks Annahme und mit Darwins Pangenesishypothese im wesentlichen zusammenfallenden Annahme steht aber schon bei so einfachen Organismen, wie es die Volvoxkolonien sind, eine Reihe von Schwierigkeiten im Wege. Es ist aber vollends unmöglich, sich bei den eigentlichen vielzelligen Organismen, welche eine weiter fortgeschrittene Arbeitsteilung und eine ganze Anzahl verschiedener Zellen und Gewebe aufweisen, eine Vererbung erworbener Eigenschaften auf dem Wege einer stofflichen Kommunikation zwischen Körper- und Keimzellen vorzustellen, und

so kam Weismann dazu, hier die Möglichkeit einer solchen direkt in Abrede zu stellen[1]).

Man wird in der Tat Weismann in dieser Hinsicht mindestens das Folgende zugeben müssen. Denkt man sich, es habe irgend eine Gruppe von somatischen Zellen, beispielsweise eine Hautpartie, infolge einer Verletzung eine Verminderung in der Zahl oder eine Deformation in der Anordnung ihrer Elemente erfahren. Dann wäre es allerdings in einfachen Fällen mittels einiger Hilfsannahmen denkbar, daß dieses veränderte Bild, die „somatogene" Abänderung A, auf die Fortpflanzungszellen projiziert wird und hier im Keimplasma eine adäquate Abänderung a hervorruft. Wenigstens könnte man sich irgendwelche Verbindung zwischen den Soma- und Keimzellen, eine **„somatische Induktion"** der letzteren durch die ersteren[2]), sei es mittels Darwinscher Keimchen oder innerer Sekrete, sei es durch Nerveneinflüsse[3]), vorstellen. Immer unter der Voraussetzung, daß es sich um einfachere Fälle handelt, könnte man sich dann in der Tat ausdenken, daß gleichen äußeren Eindrücken immer auch gleiche Abänderungen in der Konstitution des Keimplasmas entsprechen, so wie sich gleiche Tonreihen und Tonkombinationen immer in gleicher Weise auf der empfindlichen Platte des Phonographen „abbilden"[4]). Aber ganz unvorstellbar ist zunächst der von Lamarck angenommene weitere Vorgang, nämlich die regelmäßige Wiedererweckung derselben Abänderung A im jungen, aus der Keimzelle hervorgegangenen Organismus als eine Folge der im Keimplasma entstandenen Abänderung a.

Die Unmöglichkeit, sich ein derartiges Wechselverhältnis vorzustellen, geht schon aus folgender Überlegung hervor.

Eine der Voraussetzungen[5]) für das Zustandekommen einer solchen Vererbung als eines gesetzmäßigen und nicht bloß zufälligen Vorkommnisses würde sein, daß die Kette von Ursachen und Wirkungen x, y, z, die im elterlichen Organismus von der Abänderung A zur Keimzellenvariation a führt, in umgekehrter Reihenfolge wieder in Gang gesetzt wird, wenn sich aus der Keimzelle der junge Organismus entwickelt. Denn nur in diesem Falle könnte jedesmal dem A wieder ein A, dem B ein B entsprechen. Nun können als einzige Faktoren, die im elterlichen Organismus für die Projektion der Abänderung A auf die Keimzellen in Betracht kommen, die Abgabe und Zirkulation von Keimchen oder inneren Sekreten, oder auch Nerveneinflüsse angenommen werden. Aus Faktoren dieser Art würden also die Glieder der Kette x, y, z bestehen. Demgegenüber ist aber

[1]) Vgl. unter anderen Weismann, Keimplasma, S. 515.

[2]) Detto 1909.

[3]) Besondere Vorstellungen dieser Art haben u. a. Spencer, Hering, Nägeli, O. Hertwig (1898, S. 243 ff. u. a. a. O.) und Rignano geäußert.

[4]) Lang 1914, S. 184, spricht von einer „Abbildungsinduktion".

[5]) Auf notwendige Voraussetzungen anderer Art hat Roux 1911 hingewiesen.

doch der Kausalnexus, welcher zwischen der Konstitution der Keimzellen und deren Abänderungen einerseits und der Entfaltung äußerer Merkmale im kindlichen Organismus andererseits anzunehmen ist, sicherlich ein ungleich komplizierterer und kann keineswegs nur im Transport von Stoffteilchen oder in Kommunikationen nervöser Art bestehen. Es werden also hierbei als Glieder der Ursachenkette nicht x, y, z, sondern ganz andere Faktoren (Mittel der Formbildung) m, n, o in Betracht kommen, und dementsprechend wird sich, im Falle die Abänderung A des elterlichen Organismus überhaupt fortwirkt, nicht die Lamarcksche Reihe

$$A - x - y - z - a - z - y - x - A,$$

sondern eine Reihe mit einem ganz anderen Schlußglied, etwa

$$A - x - y - z - a - m - n - o - B$$

ergeben. Nur auf Grund von ganz zufälligen Umständen könnte das Schlußglied A dann und wann einmal erreicht werden[1]).

Nur in einem Falle wird B in mehr regelmäßiger Weise mit A übereinstimmen können. Spencer glaubte, daß funktionelle Abänderungen eines Organs in der Weise auf den ganzen Organismus zurückwirken, daß dieser aus einem Gleichgewichtszustand (Z) in einen anderen (Z') übergeführt wird, und zwar einschließlich der Zeugungsorgane, so daß dann dieser neue Zustand auch auf die Nachkommen übergeht. Diese Vorstellung kann unter zwei Voraussetzungen tatsächlich dazu dienen, die Übertragung auch einer bestimmten Abänderung eines bestimmten Organs zu erklären, dann nämlich, wenn man 1. vom Boden der Pluripotenzhypothese aus (S. 130, sowie Kap. 16, S. 154) annimmt, daß die Abänderung des elterlichen Organismus nur einen Teilzustand eines im Artplasma schon virtuell vorhandenen Gleichgewichtszustandes Z' bildet, und 2. daß im Elter von der dadurch betroffenen Stelle aus eine allmähliche Umstimmung[2]) auch des übrigen Körpers, einschließlich der Keimzellen, in den der Abänderung gemäßen Zustand Z' erfolgt, so daß dieser auch auf die Nachkommen übergeht und hier natürlich auch die Abänderung hervortritt[3]).

Wie gezeigt wurde, war Weismann zunächst aus rein theoretischen Gründen zu dem Ergebnis gelangt, daß **somatogene** Abänderungen, d. h. also solche, die durch Wirkung eines äußeren Reizes auf bestimmte Teile des Körpers oder Somas als Reaktion der betroffenen Zellen entstehen (jetzt meist Modifikationen genannt), nicht vererbt werden können, im Gegensatz zu den **blastogenen** Abänderungen, welche bei den Nachkommen als Folge einer Variation der Keimzellen, einer Keimesvariation, „mag diese entstanden sein, wie sie wolle", auftreten[4]). Da nun aber in der Unmöglichkeit, sich von einem Vorgang ein Bild zu machen, noch kein Beweis gegen die tatsächliche Existenz des Vorganges liegt, so unterzog er die einzelnen Erscheinungen, die als Stütze für die Lamarcksche Auf-

[1]) Ein ähnlicher Gedankengang findet sich bei Ribbert 1912, S. 91, 96, 118f.

[2]) Ähnlich wie bei Regenerationsvorgängen von der affizierten Stelle aus die umgebenden Gewebe regulatorisch beeinflussen können.

[3]) Haecker 1913, S. 58. Vgl. F. Lenz, Arch. Rass. Ges. Biol. 9, 1912, S. 29.

[4]) Vgl. Weismann 1888 (s. Aufs., S. 498); 1892, S. 3.

fassung angeführt worden waren, einer genaueren Prüfung, und suchte den Nachweis zu führen, daß in einem Teil der Beispiele die Beobachtung eine unvollständige ist, und daß andere Fälle einer scheinbaren Vererbung erworbener Eigenschaften sehr wohl als Wirkung von Ausleseprozessen gedeutet werden können.

Seit dem Erscheinen von Weismanns Schriften ist das Tatsachenmaterial namentlich durch experimentelle Forschungen ganz bedeutend vermehrt und, wenn auch die Ansichten in vieler Hinsicht noch auseinandergehen, das ganze Problem auf eine festere Grundlage gestellt und schärfer formuliert worden. Die Fortschritte unserer Erkenntnis zeigen sich besonders nach zwei Richtungen hin: einerseits wurden, namentlich auch auf medizinischem Gebiete, manche begriffliche Unklarheiten beseitigt, die medizinische Terminologie mit der biologischen in Einklang gebracht und das Gebiet der falschen Erblichkeit als nicht hierher gehörig nachgewiesen[1]); andererseits sind neben dem alten Hauptproblem der Vererbung erworbener Eigenschaften im Lamarckschen Sinne eine ganze Anzahl neuer Fragestellungen ins Leben gerufen worden.

Es sind zunächst einige Worte über die Begriffe „erblich", „erworben" und „erbliche Krankheiten" vorauszuschicken.

Nach der jetzt allgemein anerkannten, durch Weismanns Keimplasmalehre festbegründeten Auffassung sind als erblich oder hereditär alle diejenigen Merkmale zu bezeichnen, die ihrer wesentlichen Erscheinungsform nach auf besonderen Eigenschaften des Keimplasmas beruhen und infolge der Kontinuität des Keimplasmas bei allen Nachkommen oder bei einem Teil von ihnen zur Entfaltung kommen. Erworben werden dagegen diejenigen Merkmale genannt, welche während des individuellen Lebens unter der Wirkung von Einflüssen der Außenwelt an bestimmten Körperteilen oder auch am ganzen Organismus als ein bei den Vorfahren nicht nachweisbarer Neuerwerb zum Vorschein kommen. Die Frage, inwieweit ein solches Merkmal als virtuelle Entwickelungspotenz im Keimplasma gewissermaßen präformiert ist, wird dabei gewöhnlich beiseite gelassen.

Wenn nun in der Medizin von erblichen oder hereditären (heredofamiliären) Krankheiten gesprochen wird, so kann dies unbedenklich geschehen, wenn es sich um eigentliche konstitutionelle Krankheiten handelt, die in ihren wesentlichen Zügen auf einer anormalen (abwegigen) Veranlagung oder Konstitution beruhen[2]) und bei deren Zustandekommen die äußeren Einflüsse über-

[1]) Besonders durch E. Ziegler, Ribbert, Martius, Orth, Tandler, J. Bauer (s. Lit.-Verz.).

[2]) Dabei sollen im Sinne Tandlers und Bauers unter Konstitution nur die im Momente der Befruchtung bestimmten individuellen Eigenschaften des Somas verstanden werden, im Gegensatz zur Kondition, welche sich aus den mannigfachen intra- und extrauterinen Akquisitionen, Beeinflussungen und Anpassungen des Organismus

haupt keine merkliche Bedeutung haben oder nur als auslösende Reize wirksam sind, wie dies z. B. bei Stoffwechselanomalien und bei Neubildungen der Fall sein kann. Man muß dabei nur im Auge behalten, daß nicht die Krankheit selbst, sondern nur ihre Anlage vererbt wird, ebenso wie ja auch bei erblichen normalen Eigenschaften nicht die Erscheinungsform selbst, sondern die Anlage übertragen wird. Auch wenn eine Krankheit nur fakultativ, nämlich beim Zusammentreffen bestimmter Außenbedingungen als eine ihrem Charakter nach durch die Konstitution bedingte Reaktion bei einzelnen Gliedern einer Familie zum Vorschein kommt, wie dies z. B. für die Arteriosklerose, für das Heufieber und in gewissem Sinne für die Tuberkulose gilt, kann man der Kürze halber von einer erblichen Krankheit reden, zumal ja auch, wie wir sehen werden (Kap. 27), erbliche normale Eigenschaften innerhalb gewisser Grenzen als Reaktionen oder Reaktionsnormen aufgefaßt werden können [1]).

Bei Infektionskrankheiten kann nun scheinbar eine Vererbung erworbener Eigenschaften in der Weise vorkommen, daß bei einem der Eltern durch Infektion die Krankheit zum Ausbruch kommt und bei den Kindern, ohne daß eine Neuinfektion stattfindet, die nämliche Krankheit in derselben oder in einer abweichenden Form wieder auftritt. In solchen Fällen beruht aber das Wiederauftreten der Krankheit nicht auf einer durch die Krankheit des Elters hervorgerufenen Abänderung des Keimplasmas, sondern darauf, daß die Krankheitserreger, sei es durch Vermittelung der Keimzellen, sei es durch das Blut der Mutter, auf die Kinder übertragen werden. Man spricht im ersten Falle von Keimes- oder germinaler, im letzteren Falle von plazentarer oder intrauteriner Infektion. Es liegt keine Vererbung, sondern eine Scheinvererbung, falsche Erblichkeit oder Pseudoheredität vor. Beides ist streng zu unterscheiden, wiewohl in beiden Fällen von kongenitalen oder angeborenen Krankheiten gesprochen wird, wobei also kongenital als der weitere, hereditär und pseudohereditär als die engeren Begriffe anzusehen sind [2]). Natürlich kann also in solchen Fällen auch nicht von einer Vererbung erworbener Eigenschaften gesprochen werden.

Eine Übertragung durch Keimesinfektion kommt bei der Pébrine, einer Infektionskrankheit der Seidenraupe, in der Weise zustande, daß der Krankheitserreger, in diesem Falle ein Neosporidium

zusammensetzt. Beide zusammen bedingen die individuelle Körperverfassung, welche die Grundlage der Disposition verschiedener Erkrankungen, d. h. der erhöhten Empfänglichkeit für diese, darstellt. Vgl. Tandler 1913; J. Bauer 1917. S. 3; C. Hart, Berl. klin. Woch. 1918, S. 873; E. Toenniessen, Erg. inn. Med., Bd. 17, 1919, S. 442; vgl. dagegen Martius 1914, S. 224; F. Kraus 1919 (s. Kap. 4, S. 38), S. 106.

[1]) Martius 1914, S. 157, lehnt allerdings die Bezeichnung „hereditäre Krankheiten" durchaus ab.

[2]) Vgl. hierzu Martius 1914, S. 157; Orth 1916, S. 14 ff.

(Nosema bombycis), aus dem mütterlichen Organismus in die Eier gelangt und im jungen Organismus weiterwuchert. Ähnliches gilt für eine durch Trypanosoma noctuae hervorgerufene parasitäre Erkrankung unserer Stechmücke (Culex pipiens)[1]). Durch Versuche wurde ferner bei Kaninchen und Hühnchen nachgewiesen, daß Tuberkelbazillen mittels der Ei- oder Samenzelle übertragen werden[2]), und früher wurde das gleiche auch für die menschliche Syphilis angenommen. Indessen sind neuerdings die meisten Gynäkologen zu der Ansicht gelangt, daß wenigstens eine direkte paterne Übertragung bei der Syphilis nicht vorkomme, wie denn vor allem auch darauf hingewiesen worden ist[3]), daß der vermutliche Erreger der Lues, die Spirochaete pallida, länger als der Kopf eines menschlichen Spermatozoons ist.

Auch Symbionten können durch germinale Infektion übertragen werden, so beim grünen Süßwasserpolypen (Hydra viridis), die grüne Algen- (Zoochlorellen-) Flora, die vom mütterlichen Entoderm in die Eizellen und damit auf die Nachkommen übergeht, und in ähnlicher Weise die bei Blattläusen, Schildläusen und anderen Hemipteren weitverbreiteten pilzartigen, intrazellulären Symbionten[4]). Endlich können sich auch Farbstoffe, mit denen die Muttertiere gefüttert werden, noch in den abgelegten Eiern, an Fetttröpfchen gebunden, wiederfinden[5]).

In allen diesen Fällen liegt also keine Vererbung erworbener Eigenschaften im Sinne Lamarcks, also ein $A - a - A$-Prozeß, vor, sondern eine direkte Übertragung der Reizursache und eine äquikausale Abänderung, ein Vorgang, der durch die Formel $U - U - U$ ausgedrückt werden kann.

Eine plazentare Übertragung der Tuberkelbazillen ist bei Mensch und Rind nachgewiesen worden, speziell auch bei akuter Miliartuberkulose (der sog. galoppierenden Schwindsucht), bei der es zu schweren destruktiven Veränderungen des Mutterkuchens kommen kann[6]). Durch das Blut und vielleicht auch durch die Milch können wohl auch von Bakterien gebildete Toxine oder vom mütterlichen Körper mobil gemachte Antitoxine in den kindlichen Organismus gelangen und hier Krankheitserscheinungen bzw. eine vorübergehende Immunität hervorrufen. Wenn z. B. die Nachkommen einer weiblichen Maus, welche durch allmähliche Gewöhnung an Pflanzengifte,

[1]) Vgl. Schaudinn, Arb. Kais. Ges., Bd. 20, 1904, S. 427.

[2]) Vgl. H. Fehling, Ehe und Vererbung, Stuttgart 1913, S. 19.

[3]) Zuerst durch Bumm. Die Länge der Spirochaete pallida beträgt 6 bis 15 μ, seltener 16 bis 26 μ (aus Doflein, Lehrb. d. Protoz.), die des menschlichen Spermakopfes 4,5 μ (nach W. Krause aus Waldeyer).

[4]) P. Buchner, Sitzungsber. Ges. Morph. u. Phys. München 1911 u. 1912.

[5]) So bei Fütterung der Raupen von Tineola biselliella mit Sudanrot (L. Sitowski, Bull. Acad. Sci. Cracovie 1905). Ähnliches haben S. H. und S. P. Gage (Sci., Vol. 28, 1908), sowie O. Riddle (Journ. Exp. Zool., Vol. 8, 1910) bei Hühnern und Schildkröten beobachtet.

[6]) Fehling, l. c.

wie Ricin und Abrin, giftfest geworden war, sich wenigstens eine Zeitlang ebenfalls als ricin- und abrinfest erweisen (Ehrlich), so dürfte dies höchstwahrscheinlich auf der Übertragung von Antitoxinen durch Blut oder Milch beruhen[1]).

Literaturverzeichnis zu Kapitel 14.

Bauer, J., Die konstitutionelle Disposition zu inneren Krankheiten. Berlin 1917 (Springer).

Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Jena 1904.

Ehrlich, P., Über Immunität durch Vererbung und Säugung. Zeitschr. Hyg. u. Infekt., Bd. 12, 1892.

Haecker, V., Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz. Jena 1914.

Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. II. Jena 1898.

—, Allgem. Biologie. 5. Aufl. Jena 1920.

—, Das Werden der Organismen. Jena 1916.

Lang, A., Die exp. Vererbungslehre. Jena 1914.

Martius, F., Krankheitsanlage und Vererbung. Leipzig u. Wien 1905.

—, Konstitution und Vererbung in ihren inn. Beziehungen zur Pathologie. Berlin 1914 (Springer).

Orth, J., Angeborene und ererbte Krankheiten und Krankheitsanlagen. In: v. Noorden und Kaminer, Krankheiten u. Ehe. 2. Aufl. Leipzig 1916.

Plate, L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 3. Aufl. Leipzig 1908.

Ribbert, H., Über Vererbung. Deutsch. Med. Wochenschr., 37. Jahrg., 1911.

—, Die Bedeutung der Krankheiten f. d. Entw. der Menschheit. Bonn 1912.

Rignano, E., Über die Vererbung erworbener Eigenschaften, Hypothese einer Zentroepigenese. Leipzig 1907.

Roux, W., Über die bei der Vererbung blastog. und somatog. Eigenschaften anzunehm. Vorgänge. Verh. Naturf. Ver. Brünn, Bd. 49, 1911.

Tandler, J., Konstitution u. Rassenhygiene. Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionsl. 1913.

Weismann, A., Über die Vererbung. Jena 1883.

—, Vermeintliche botanische Beweise usw. Erlangen 1888.

—, Über die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen. Jena 1889.

—, Aufsätze über Vererbung. Jena 1892.

—, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.

[1]) Siehe auch Kap. 16.

Fünfzehntes Kapitel.

Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. II.

Das alte Lamarcksche Problem.

Wir kommen nun zu dem alten Hauptproblem, der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften im ursprünglichen Sinne. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, was in der Zeit Darwins und Weismanns unter dieser Frage verstanden wurde und was noch jetzt die überwiegende Mehrzahl älterer und jüngerer Biologen darunter versteht. Es war damals und ist heute noch die Frage, ob und inwieweit somatogene Abänderungen, welche während des individuellen Lebens bestimmte Teile des Körpers treffen (S. 133), auf Grund einer somatischen Induktion[1]) der elterlichen Keimzellen in gleicher oder annähernd gleicher Form bei den Nachkommen wieder auftreten, wenn diese den Reizen nicht selber ausgesetzt sind, in verstärkter, von Generation zu Generation summierter (progressiver) Form, wenn auch die Nachkommen noch unter deren Wirkung stehen.

Man hatte also dabei vorzugsweise Abänderungen im Auge, die nicht den ganzen Körper oder größere Organgebiete, sondern bestimmte Körperteile oder -funktionen betreffen (einseitige Lamarcksche Abänderungen), und zwar besonders die destruktiven Abänderungen, d. h. die durch mechanische Eingriffe entstandenen Verletzungen und Verstümmelungen, die funktionellen Abänderungen, die durch Gebrauch oder Nichtgebrauch eines Organs hervorgerufen werden, und die psychischen (mnemischen) Neuerwerbe, d. h. einfache Eindrücke (Engramme) psychischer Art, welche die einzelnen Individuen empfangen. Für alle diese Abänderungen ist von den Anhängern Lamarcks die Annahme gemacht worden, daß sie bei den Nachkommen, sei es in derselben Form, sei es in qualitativ oder quantitativ abgeänderter Weise, wieder zum Vorschein kommen, und zwar wird vielfach sogar behauptet, daß schon die Einwirkung auf eine Generation genüge, um die Beeinflussung mehrerer oder aller folgenden Generationen hervorzurufen.

[1]) Siehe oben S. 134.

O. Hertwig hat in seinem Werke „Das Werden der Organismen" die Ansicht ausgesprochen, erst Weismann und Plate hätten die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften oder, wie es wissenschaftlich heißen müsse, „erworbener Anlagen" in ihrer Weise dadurch eingeschränkt und verklausuliert, daß sie dieselbe mit der Frage nach der Übertragung somatischer Veränderungen verquickt haben. Beide seien ganz getrennte Fragen, von denen die erste, die Vererbung erworbener Anlagen, die allgemeinere ist, die zweite nur einen strittigen und besonders zu erklärenden Spezialfall darstelle.

Die Richtigkeit des letzteren Satzes, wonach die Vererbung erworbener Anlagen den umfassenderen Begriff bilde, kann nicht bezweifelt werden, wie aus dem folgenden Kapitel hervorgeht. Der erste Satz ist aber historisch unrichtig, denn es läßt sich zeigen, daß eine ganze Reihe von führenden Forschern schon vor Weismann oder gleichzeitig mit ihm unter Vererbung erworbener Eigenschaften im wesentlichen eben die Frage nach der Übertragung somatogener Abänderungen verstanden haben.

So sagt Haeckel in der Generellen Morphologie (1866, Bd. 2, S. 186), daß alle Charaktere, welche der Organismus während seiner individuellen Existenz durch Anpassung erwirbt und welche seine Vorfahren nicht besaßen, unter günstigen Umständen vererbt werden können, und noch deutlicher umgrenzt er in seinen späteren Schriften (z. B. Natürl. Schöpf., 11. Aufl., 1909, I, S. 190) den Begriff der erworbenen Eigenschaften im Lamarckschen Sinne und damit im Sinne somatogener Abänderungen. Auch Hering versteht, wenn er in seinem berühmten Gedächtnisvortrag (1870, S. 16f.) von einer „Forterbung von erworbenen Eigenschaften" spricht, darunter solche Eigenschaften des Organismus, „welche er selbst nicht ererbt, sondern unter den besonderen Verhältnissen, unter denen er lebte, sich angeeignet hat". Unmittelbar vorher spricht er von der Kräftigung des Muskels durch Übung. His (1875) lehnt die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften, worunter er Verstümmelungen von Gliedmaßen und erlernte Fähigkeiten versteht, ab und wendet sich ausdrücklich (l. c., S. 158) gegen eine Ausdehnung des Begriffes der erworbenen Eigenschaften auf solche Eigenschaften, welche im Laufe der Generation durch künstliche oder natürliche Züchtung ausgebildet werden oder bei irgend einem Individuum aus inneren Entwickelungsgründen auftreten und dann sich weiter fortpflanzen (z. B. Sechsfingerigkeit). In ähnlicher Weise denkt E. du Bois-Reymond (1881), ein bedingter Anhänger Lamarcks, bei der Frage nach der „Vererbung erworbener Eigenschaften" in erster Linie an „paratypische" Verstümmelungen, an Wirkungen von Gebrauch und Nichtgebrauch, an die Einarbeitung des Zentralnervensystems an gewisse Bewegungsformen (Scheuwerden der Vögel auf früher bewohnten Inseln) und an das „Heer der erblichen Krankheiten". Endlich hat auch Pflüger (1883, S. 68) bei der Behandlung des Problems sicher somatogene Abänderungen im Auge.

Es ist daher zweckmäßig, auch jetzt noch das alte Lamarcksche Problem der „Vererbung erworbener Eigenschaften" als Teilproblem den übrigen Teilfragen, welche zum Problem der Vererbung erworbener Anlagen oder, wie ich sagen möchte, „exoblastogener Eigenschaften" gehören, gegenüberzustellen.

Als Beweise für eine Vererbung **destruktiver** Abänderungen[1]) sind u. a. immer wieder solche Fälle angeführt worden, in welchen

[1]) Vgl. bes. Weismann 1889.

Hunde oder Katzen, die infolge eines Unglücksfalles oder durch Zwangskupierung ihren Schwanz eingebüßt hatten, schwanzlose Nachkommen erzeugt haben sollen. Bei den meisten derartigen Fällen ist aber vollkommen die Frage außer acht gelassen worden, ob nicht unter den Vorfahren bereits die Schwanzlosigkeit bzw. eine Verkümmerung des Schwanzes als sprungweise Variation (Mutation) aufgetreten war, und ob es sich also bei den betreffenden Nachkommen nicht um ein Wiederauftreten latenter Anlagen handelt. Es ist ja bekannt, daß es auf der Insel Man im Irischen Meer und in Japan Katzenrassen gibt, bei welchen eine vom Ende der Schwanzwirbelsäule her Platz greifende Reduktion der Wirbelzahl, verbunden mit abnormer Verknöcherung und zuweilen mit vorzeitiger Verwachsung der Schwanzwirbel untereinander, als angeborene und erbliche Bildungsanomalie auftritt, wie denn überhaupt die Schwanzwirbelsäule der Säuger hinsichtlich der Wirbelzahl außerordentlich weitgehende Schwankungen spezifischer und individueller Art aufweist[1]). In der Tat konnte auch in einzelnen der umstrittenen Fälle nachträglich gezeigt werden, daß unter den Aszendenten sich ein Individuum mit angeborener Schwanzlosigkeit befand, so daß also das Auftreten schwanzloser Jungen in einfacher Weise zu erklären war.

Gegen die Annahme, daß Verletzungen und Verstümmelungen übertragen werden, sprechen im übrigen nicht bloß zielbewußte Experimente, wie dasjenige von Weismann, welcher bei Mäusen neunzehn Generationen hindurch den Schwanz kupierte, ohne daß eine Wirkung bei den Nachkommen hervortrat[2]), vielmehr dürften sie auch widerlegt werden durch eine Reihe von ethnographischen Tatsachen und tierzüchterischen Erfahrungen. In ersterer Hinsicht ist vor allem auf die Beschneidung (Circumcision) hinzuweisen, die nicht bloß bei den Israeliten, sondern auch bei zahlreichen anderen asiatischen, afrikanischen und amerikanischen Völkern seit Jahrtausenden ausgeübt wird, ohne daß ein Einfluß auf die Nachkommen mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte. Auf tierzüchterischem Gebiete liegt ferner die Tatsache vor, daß seit mehr als 100 Jahren bei den Schafmüttern der Merinos der Schwanz im Interesse eines erleichterten Sprunges kupiert wird, und daß trotzdem niemals ein schwanzloses oder stummelschwänziges Merinoschaf geboren wurde[3]), obwohl gerade

[1]) Ein Beispiel für individuelle Schwankungen bildet der Mensch, bei welchem in der Regel 4 oder 5, seltener 3 oder 6 Schwanzwirbel angetroffen werden. Vgl. auch R. Bonnet, Anat. Anz., Bd. 3, 1888.

[2]) Vgl. 1889 (Aufsätze, S. 522), sowie Keimplasma, S. 520. Ähnliche Versuche hat Ritzema Bos mit Ratten angestellt (Biol. Centralbl., Bd. 14, 1894).

[3]) Vgl. Weismann 1889 (Aufsätze, S. 527). Ebenso werden bei manchen englischen Fleischschafrassen seit etwa 50 Jahren die Zuchttiere beiderlei Geschlechts aus Formrücksichten kupiert, ohne daß eine Einwirkung auf die Jungen nachgewiesen werden konnte.

bei den Schafen eine große Variabilität bezüglich der Zahl der Schwanzwirbel und eine Neigung zu starker Reduktion vorliegt [1]).

Ein besonderes Interesse bietet noch folgende Beobachtung. Bei den meisten Batrachierlarven muß die vordere Extremität beim Heranwachsen die vorher entstandene und die Extremitätenanlage überwachsende Kiemendeckel- oder Peribranchialfalte, um frei zu werden, gewaltsam durchbrechen. Wird nun die Ausbildung der vorderen Extremität operativ unterdrückt, so bildet sich trotzdem, wie Braus gezeigt hat, am Kiemendeckel eine verdünnte durchscheinende Stelle und innerhalb derselben ein Perforationsloch aus. Hier scheint wirklich ein Fall vorzuliegen, in welchem die Wirkung einer viele Generationen hindurch ausgeübten Verletzung vererbt wurde und jede andere Erklärung als eine lamarckistische unmöglich ist. Indessen stehen auch dieser gewisse Schwierigkeiten im Wege, und andererseits ist eine Deutung vom Boden der Selektionslehre aus nicht vollkommen von der Hand zu weisen (Becher) [2]).

Im ganzen wird man sagen dürfen, daß zurzeit kein vollkommen einwandfreies Beispiel für die Vererbung der durch Verletzungen hervorgerufenen Deformationen vorliegt, und daß die überwiegende Zahl der Biologen der Ansicht ist, daß eine solche Vererbung nicht stattfindet. Dagegen wird vielfach noch von seiten der Tierzüchter an der Möglichkeit einer Vererbung von Verletzungen festgehalten [3]).

Ähnlich steht es mit den **funktionellen** Abänderungen, den Aktivitätshypertrophien, die durch intensiven Gebrauch eines Organs, und den Inaktivitätsatrophien, die durch Nichtgebrauch hervorgerufen werden.

Es ist eine allgemein bekannte Erfahrung, daß viel gebrauchte Organe, z. B. einzelne Muskelgruppen, die in bestimmten Berufen besonders stark in Anspruch genommen werden (Armmuskeln der Schmiede u. a.), überernährt, hypertrophisch werden und daher an Volumen und Funktionsfähigkeit zunehmen, und daß umgekehrt ein wenig gebrauchter Körperteil in den Zustand der Unterernährung oder Atrophie gelangt und infolgedessen eine mangelnde Ausbildung oder gar eine Rückbildung erfährt. Nach Lamarck sollen nun solche durch Gebrauch (Übung) oder Nichtgebrauch hervorgerufenen Abänderungen erblich übertragen werden, es soll ferner, falls der Gebrauch oder Nichtgebrauch in den folgenden Generationen sich in gleichem Sinne fortsetzt, im Laufe der Stammesgeschichte eine Summierung (Akkumulierung) der in den einzelnen Generationen hinzutretenden positiven oder negativen Abänderungen oder Differentiale stattfinden

[1]) Nach H. v. Nathusius (Vorträge über Schafzucht. Berlin 1880) besitzen die schwanzlosen Rassen nur 3, die kurzschwänzigen 12 bis 16, die langschwänzigen (z. B. die Fettschwanzschafe) 22 bis 24 und mehr Wirbel. Die verschiedenen Wildschafe (Moufflon, Argali, Mähnenschaf usw.) besitzen nach dem Material des hiesigen landwirtschaftlichen Instituts 10 bis 14 Wirbel.

[2]) Vgl. H. Braus 1906; H. Spemann, Verh. D. Zool. Ges. 1907; Semon 1912, S. 26 ff.; S. Becher, Zool. Jahrb., Suppl. 15, 1912.

[3]) So führt neuerdings U. Dürst (Mitt. Naturf. Ges., Bern 1909) den Ursprung der Hörner der Cavicornier und des gekreuzten Schnabels der Gattung Loxia auf die Vererbung von Traumen zurück. Vgl. auch Arb. D. Ges. Züchtungskunde, Heft 12. Hannover 1911.

und so eine immer weiter fortschreitende Entwickelung bzw. eine Rudimentation und schließlich ein vollständiger Schwund des betreffenden Organs zustande kommen[1]). So würde z. B. die mächtige Entwickelung der Brustmuskeln einer Taube oder eines Mauerseglers (Cypselus) und die starke Entfaltung des ihnen als Ursprungsstätte dienenden Brustbeinkiels (Carina) auf eine akkumulierende Wirkung des durch viele Generationen fortgesetzten Gebrauches zurückzuführen sein, während die vorderen Extremitäten, die Brustmuskeln und der Brustbeinkiel bei den straußenartigen Vögeln dadurch zur Rückbildung gelangten, daß infolge des Aufenthaltes in baumlosen Steppen oder auf kleinen Inseln eine Abnahme der Flugtätigkeit, also ein zunehmender Nichtgebrauch dieser Organe eintrat.

Nun gilt aber für die Wirkungen des Gebrauchs oder Nichtgebrauchs dasselbe, wie für die durch mechanische Eingriffe hervorgerufenen Deformationen. Zunächst ist der Nachweis, daß derartige Wirkungen vererbt werden, bisher niemals in einwandfreier Weise geführt worden, und es ist auch ohne weiteres klar, daß insbesondere ein zahlenmäßiger Nachweis mit besonderen Schwierigkeiten verbunden sein würde. Denn auch von den Anhängern Lamarcks wird ja eingeräumt, daß selbst die sehr intensiven Gebrauchswirkungen vieler Berufe (schwielige Hand des Arbeiters, Muskeln des Athleten) nicht vererbt werden, wenn die Wirkung nur eine oder einige wenige Generationen lang dauerte, und daß offenbar nur ein durch viele Generationen hindurch regelmäßig wiederkehrender Reiz zu sichtbaren erblichen Änderungen führen kann[2]). Aber abgesehen von der Schwierigkeit eines direkten Nachweises, kann, wie Weismann hervorgehoben hat, eine im Laufe der Stammesgeschichte stattfindende Vergrößerung und Vervollkommnung und umgekehrt eine sukzessive Rückbildung von Organen ohne besondere Schwierigkeiten auf Selektionsprozesse zurückgeführt werden. Denn offenbar werden nur solche Organe viel gebraucht und geübt, welche für das Leben des Organismus von Bedeutung sind und daher im Kampf ums Dasein eine wichtige Rolle spielen. Derartige Organe unterliegen aber in besonderem Maße der Naturzüchtung, und es wird ihr Ausbildungsgrad und ihre Leistungsfähigkeit schon durch die Wirkung der letzteren gesteigert werden.

Umgekehrt wird, wenn ein Organ, z. B. der Sehapparat, beim Übergang zum Höhlenleben, in verringertem Maße gebraucht wird, schon durch den Wegfall der Auslese prozesse seine allmähliche Reduktion im Laufe der Stammesgeschichte herbeigeführt werden können. Wenn nämlich zweckmäßige Bildungen durch Selektion entstanden sind, so müssen sie auch durch Selektion erhalten werden, und sie werden von ihrer hohen Ausbildungsstufe herabsinken, sobald, wie

[1]) Haeckel hat diesen Prozeß als fortschreitende oder progressive Vererbung bezeichnet. Siehe S. 7.

[2]) Vgl. Plate, S. 344.

dies beim Übergang in neue Lebensbedingungen eintreten kann, die Naturzüchtung in Wegfall kommt. In diesem Falle werden ja nicht bloß die in bezug auf das betreffende Organ bestausgestatteten Individuen, sondern auch die Träger der Minus-Variationen Aussicht haben, am Leben zu bleiben, zur Fortpflanzung zu gelangen und ihre Eigenschaften auf die Nachkommen zu vererben, es wird also eine Vermischung aller Individuen, eine Panmixie, eintreten und infolgedessen ein allmähliches Herabsinken des Organs von seiner ursprünglichen Organisationshöhe zutage treten, auch ohne daß eine Vererbung im Sinne Lamarcks stattfindet [1]).

Es gibt überdies Fälle, in denen es überhaupt ausgeschlossen erscheint, daß eine Vererbung erworbener Eigenschaften bei der Weiterbildung oder Zurückdifferenzierung bestimmter Organe eine Rolle gespielt hat. So sind z. B. bei den Ameisen und Termiten verschiedene, den Arbeitern eigentümliche Differenzierungen wahrscheinlich erst auf einer späteren Stufe der stammesgeschichtlichen Entwickelung zur Ausbildung gelangt, nachdem die Arbeiter bereits ihre Fortpflanzungsfähigkeit und damit die Möglichkeit einer Übertragung erworbener Eigenschaften verloren hatten. Hier kann, wie Weismann namentlich in der bekannten, mit Herbert Spencer geführten Diskussion gezeigt hat, eine Vererbung der Abänderungen, die bei den Arbeitern durch Gebrauch oder Nichtgebrauch eines Organs während des individuellen Lebens entstanden sind, überhaupt nicht in Frage kommen, und es bleibt nur die Annahme übrig, daß die Weiter- oder Zurückbildung ausschließlich unter dem Einfluß von Züchtungsprozessen stattgefunden hat. Wenn aber in diesem Fall überhaupt nur diese eine Erklärungsmöglichkeit übrigbleibt, so verlangt die Ökonomie des wissenschaftlichen Denkens, daß wir versuchen müssen, auch in anderen Fällen zunächst mit diesem Erklärungsprinzip durchzukommen [2]).

Jedenfalls ist, wenn die Lamarcksche Erklärung für einen Fall als die unmittelbar gegebene erscheint, zu erwägen, ob dies auch für verwandte Erscheinungen gilt. Wenn z. B. Semon darauf hinweist, daß beim Warzenschwein (Phacochoerus), welches sich beim Wühlen auf die Handgelenke niederläßt, die Karpalschwielen nach Leche schon beim Embryo deutlich markiert sind, und daß dies ein klassisches Beispiel einer erblich gewordenen funktionellen Abänderung darstellt [3]), so würde die Frage zu erheben sein, ob dies auch für die Gesichtsschwielen gelten kann, die dem Männchen beim Kämpfen mit Neben-

[1]) Vgl. Weismann 1883, 1886 (Aufsätze, S. 102, 574).

[2]) Vgl. Weismann 1886 (Aufsätze, S. 573), 1893, S. 17, 43; 1895, S. 37, sowie H. Spencers Aufsätze in der Contemporary Review.

[3]) Vgl. Semon 1912, S. 31, sowie W. Leche, Biol. Centralbl., Bd. 22, 1902. Vgl. hierzu Semons Beobachtungen über die menschlichen Fußsohlen, deren einzelne Partien schon beim Embryo entsprechend der späteren Inanspruchnahme verschieden stark differenziert sind (Arch. mikr. Anat., Bd. 82, II, 1913).

buhlern als Schutz für die Augen dienen und in ihrer örtlichen Beschränkung doch wohl schwerlich als resultierende Wirkung der im Laufe ungezählter Generationen ausgeübten, unregelmäßigen Hauerstöße entstanden sein können.

Die vorhin angeführten Argumente Weismanns haben bei einem großen Teil der Biologen Anklang gefunden, und man wird bezüglich des Problems der Vererbung der funktionellen Abänderungen sagen können, daß zurzeit kein Biologe und wohl auch kein Mediziner mehr eine solche Vererbung als ein des Beweises nicht weiter bedürftiges Axiom annimmt, daß vielmehr auch die Anhänger Lamarcks im Gegensatz zu früher bemüht sind, ihre Ansichten durch Heranziehung von Tatsachen zu stützen. Anders steht es mit den Tierzüchtern. Bei ihnen überwiegt im ganzen noch die Annahme, daß die Vererbung funktioneller Abänderungen einen der wichtigsten Faktoren bei der Neubildung der Kulturrassen darstellt, und die langjährige, auf biologischer Seite geführte Diskussion über diesen Gegenstand hat bei ihnen noch keinen lebhaften Nachhall gefunden [1]).

Eine dritte Gruppe von einseitigen Abänderungen stellen die **psychischen Neuerwerbungen** oder, wie man in Anlehnung an Semon sagen kann, die mnemischen Abänderungen dar. Nach der Ansicht von Haeckel, Eimer, Semon und anderen „Neo-Lamarckianern" wäre es möglich, daß Eindrücke psychischer Art, insbesondere Erfahrungen, die während des individuellen Lebens gemacht werden, Gewohnheiten, die sich ein Tier angeeignet hat, und durch Dressur erlangte Fähigkeiten derart die Keimzellen beeinflussen, daß sie bei den Nachkommen wieder in Form von angeborenen instinktartigen Fähigkeiten zum Vorschein kommen [2]). Nehmen wir an, ein Falter oder eine Hummel habe die Erfahrung gemacht, daß an einer von der betreffenden Spezies bisher nicht besuchten Blume, beispielsweise einer neu importierten Kulturpflanze, Nektar in besonders bequemer oder reichlicher Weise zu gewinnen sei, und das Tier hätte sich infolgedessen daran gewöhnt, dieser Blume zuzufliegen, so daß der Besuch dieser Blume ein automatischer geworden wäre. Dann würden nach Auffassung der Neo-Lamarckianer, mindestens nach einer durch viele Generationen hindurch erfolgten Wiederholung der Erfahrung, die Nachkommen von vornherein den Instinkt

[1]) Vgl. auch H. Krämer (Die Kontroverse über Rassenkonstanz u. Individualpotenz, Bern 1905), der die abschüssige Kruppe des Kaltblutpferdes als eine progressive Wirkung des Zugdienstes, und von Öttingen (Die Zucht des edlen Pferdes, Berlin 1908), welcher die Eigenschaften der Traber und Vollblutpferde als eine ebensolche Wirkung des Trainings auffaßt (s. auch Keller 1895). Dagegen beruht nach Bunsow (Vollblutzucht u. Biologie, Sportwelt 1910) die Überlegenheit des englischen Vollblutes auf der Akkumulation der Eigenschaften zweier oder dreier besonders schnellfüßiger Stammformen, einerseits der Libyer und Berber, andererseits des keltischen (Galloway-) Ponys.

[2]) Haeckel (1909, Bd. 1, S. 191) nennt die Instinkte ohne weiteres „erbliche psychische Gewohnheiten".

besitzen, der betreffenden Blüte zuzufliegen. Danach würden also die angeborenen Instinkte erblich gewordene automatisierte Gewohnheiten darstellen.

Einige Befunde, wie die von Pictet bei Schmetterlingsraupen künstlich erzielten und zum Teil bei den Nachkommen wiederkehrenden Instinktabänderungen, lassen nun allerdings, wie unten gezeigt werden soll, von einem bestimmten Standpunkt aus eine spezielle Deutung zu, aber im ganzen ist auch die Vererbung mnemischer Neuerwerbungen, wie Weismann gezeigt hat, unbeweisbar. Vor allem scheinen gegen die Annahme, daß sich die Instinkte auf diese Weise stammesgeschichtlich entwickelt haben, die nur einmal im Leben ausgeübten Instinkte zu sprechen, z. B. die zum Teil so verwickelten Instinkthandlungen, welche die Raupen der Schmetterlinge zur Sicherung des Puppenstadiums ausführen. Denn die betreffenden Handlungen kommen ihrer Natur nach nur einmal im individuellen Leben zur Ausübung, sie sind auch von den Vorfahren immer je nur ein einziges Mal ausgeführt worden, und es kann also eine Einübung und Einprägung gewollter Handlungen als Ursache für ihre Entstehung nicht wohl in Frage kommen[1]). Man müßte denn annehmen, daß bei einem Tier schon eine einmalige Folge von psychischen Vorgängen genügen würde, um auf die Nachkommen eine nachhaltige Wirkung auszuüben. Abgesehen von den allgemeinen Gründen, welche gegen eine spezialisierte Übermittelung von psychischen Eindrücken auf die Nachkommen sprechen, und welche für die mnemischen Abänderungen in gleicher Weise wie für die destruktiven und funktionellen Gültigkeit haben, steht aber einer derartigen Voraussetzung schon die eine Erfahrung im Wege, daß beim Menschen, dessen Gehirn bezüglich seiner Aufnahmefähigkeit alle anderen Gehirne um ein Unendliches übertrifft, keine einzige sichere Beobachtung dieser Art gemacht werden konnte.

Man wird angesichts dieser Schwierigkeiten die Instinkte als Lebensäußerungen zu betrachten haben, die ihre Ursache in Keimesvariationen haben und unter der Wirkung von Züchtungsprozessen immer weiter vervollkommnet und spezialisiert worden sind.

Auch abgesehen von der speziellen Frage nach der Entstehung der Instinkte wird heute noch von vielen Forschern und, man kann sagen, fast in der gesamten historischen, völkerkundlichen und belletristischen Literatur, soweit hier die soziale Bedeutung des Vererbungsproblems empfunden und anerkannt wird, an der Annahme einer Übertragung psychischer Neuerwerbe festgehalten, und vielfach wird das Nachklingen und Fortwirken von starken Eindrücken und festen Gewohnheiten bei späteren Generationen geradezu als eine selbstverständliche Tatsache angenommen. Auch ist heute noch der Glaube

[1]) Vgl. Weismann 1883 (Aufsätze, S. 107), 1889 (Aufsätze, S. 510), 1904, II, S. 65; 1906, S. 22 und a. a. O.

weitverbreitet, daß seelische Eindrücke, die kurz vor oder während der Begattung oder während der Schwangerschaft die Eltern treffen, einigermaßen adäquate Abänderungen in Form von Malen, Narben u. a. im Kinde hervorrufen können. Unter den Biologen und Medizinern wird es allerdings nur wenige geben, die speziell das Versehen der Schwangeren für eine Tatsache halten [1]).

Bezüglich der drei hier behandelten Gruppen von einseitigen Abänderungen und namentlich für die psychischen Neuerwerbe ist seit Hering (1870) immer wieder versucht worden, die Übereinstimmung des Endgliedes der Lamarckschen Reihe (S. 135) mit dem Anfangsglied dadurch einleuchtender zu machen, daß die Vererbungserscheinungen mit den Gedächtnisleistungen in Parallele gebracht bzw. beide Erscheinungen als Äußerungen eines und desselben Grundvermögens der organisierten Materie betrachtet werden, das als Gedächtnis oder Reproduktionsvermögen im weitesten Sinne oder mit Semon als Mneme bezeichnet wird. Es sei hier auf die Schriften von Hering, O. Hertwig, Rignano und Semon verwiesen.

Indessen kann gezeigt werden [2]), daß der Vergleich zwischen der Reproduktion einer von den Eltern erworbenen Abänderung und den Gedächtniserscheinungen deshalb logisch unzulässig ist, weil in den beiden Erscheinungsreihen oder Ursachenketten die Aufeinanderfolge der einzelnen miteinander zu vergleichenden Glieder nicht die nämliche ist. Während nämlich bei der Lamarckschen Vererbung die durch den Originalreiz (Milieuänderung, Gebrauch) hervorgerufene Originalreaktion (die Abänderung des elterlichen Soma) vor der Bildung der Disposition (im psychologischen Sinne) [3]), d. h. des Erinnerungsbildes im weitesten Sinne oder, wie Semon sagt, des Engramms (der entsprechenden Abänderung des Keimplasmas), stattfindet, ist bei den eigentlichen Erinnerungsvorgängen anzunehmen, daß die durch den Originalreiz (z. B. einen Hautreiz) hervorgerufene Originalreaktion (der Reflex bzw. die originäre Empfindung oder Wahrnehmung) um eine, wenn auch minimale Spanne Zeit hinter derjenigen Substanzänderung zurückbleibt, mit welcher die Engrammbildung verknüpft ist. Eine Parallelisierung der Vererbung individueller Neuerwerbe und der Gedächtniserscheinungen ist also auf den eben besprochenen Gebieten nicht durchführbar.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 15.

Braus, H., Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven. Morph. Jahrb., Bd. 35, 1906.

Du Bois-Reymond, E., Über die Übung, 1881. Vgl. Reden, Bd. 2, Leipzig 1912.

[1]) Vgl. hierzu Orth 1918, S. 28; Kuhn-Kelly, Beihefte z. Zeitschr. f. Kinderforschung, 134. Heft, 1916; C. Kronacher, Allg. Tierzucht, 4. Abt., Bd. 1919, S. 312.

[2]) V. Haecker 1914, S. 6ff.

[3]) Vgl. S. 137, Anm.

Eimer, Th., Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften Jena 1888.
Haeckel, E., Natürl. Schöpfungsgeschichte. 11. Aufl. Berlin 1909.
Haecker, V., 1914, s. Kap. 14, S. 139.
Hering, E., Über das Gedächtnis als eine allgem. Funktion der organisierten Materie. Vortrag, gehalten 30. Mai 1870. Ostwalds Klass. d. ex. Wiss., Nr. 148, 2. Aufl., Leipzig 1912.
Hertwig, O., D. Zellen und d. Gewebe. II. Jena 1898.
—, Das Werden der Organismen. Jena 1916.
—, Allg. Biologie. 5. Aufl. Jena 1920.
His, W., Unsere Körperform. Leipzig 1875.
Pflüger, E., Über den Einfluß der Schwerkraft usw. Arch. ges. Phys., Bd. 32, 1883.
Plate 1908, s. Kap. 14, S. 139.
Semon, R., Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904. 3. Aufl., 1911.
—, Das Problem der Vererbung „erworbener Eig.". Leipzig 1912.
Spencer, H., Die Prinzipien der Biologie. Übers. v. Vetter. Stuttgart 1876.
—, The Inadequacy of Natural Selection. Contemp. Rev. 1893.
—, A rejoinder to Prof. Weismann. Contemp. Rev. 1893.
—, Weismannism once more. Contemp. Rev. 1894.
Weismann, A., 1883, 1888, 1889, 1892 (Aufs.), 1892 (Keimpl.), s. Kap. 14, S. 139.
—, Über den Rückschritt in der Natur. Freiburg i. B. 1886.
—, Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an H. Spencer. Jena 1893.
—, Neue Gedanken zur Vererbungslehre. Jena 1895.
—, Vorträge über Deszendenztheorie. 2. Aufl. Jena 1904.
—, R. Semons „Mneme" und die Vererb. erw. Eig. Arch. Rass. u. Ges. Biol., 3. Jahrg., 1906.
Ziegler, E., Können erworbene pathol. Eig. vererbt werden usw.? Beitr. Path. Anat. u. Phys., Bd. 1, 1886.
Ziegler, H. E., Der Begriff des Instinkts einst und jetzt. Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1904. 3. Aufl. Jena 1920.

Sechzehntes Kapitel.

Weitere Möglichkeiten einer Vererbung erworbener Anlagen.

Reine Parallelinduktion. Indirekte Parallelinduktion (Parallelaktivierung und Parallelreduktion). Fakultativ-identische Vererbung.

Das bisher besprochene Problem: Können einseitige Abänderungen des Somas durch somatische Induktion der Keimzellen gleichsinnig auf die Nachkommen übertragen werden? hat bis in die 90er Jahre, etwa bis zum Abschluß der Diskussion zwischen Weismann und Spencer, im Vordergrund des vererbungstheoretischen Interesses gestanden. Indem diese Frage durch Weismann verneint wurde, erhob sich von selber die weitere Frage: Wie sind denn solche Fälle zu erklären, in welchen offenkundig die unter normalen Bedingungen aufgewachsenen Nachkommen die nämlichen Abänderungen zeigen, wie die unter der Wirkung äußerer Reize stehenden Eltern? und: Kann diese Übertragung etwa auf eine gleichzeitige und gleichsinnige Beeinflussung der Körperzellen und Keimzellen, auf eine Parallelinduktion, zurückgeführt werden[1])?

Diese letztere Frage hat an die Besprechung der Schmetterlingsexperimente von Dorfmeister (1864), Merrifield, Weismann, Standfuß, E. Fischer und Chr. Schröder angeknüpft. Weismann glaubte, daß die stammesgeschichtliche Entwickelung der klimatischen Varietäten und saisondimorphen Formen des Feuerfalters, Polyommatus (Chrysophanus) phlaeas, nur durch die Annahme zu erklären sei, daß Temperaturänderungen, welche das Individuum während des Puppenstadiums treffen, zugleich die Flügelanlagen, also einen Teil des Somas, und das Keimplasma der in der Puppe enthaltenen Keimzellen, genauer: die an beiden Stellen befindlichen,

[1]) Der Ausdruck Parallelinduktion stammt von Detto. Plate hat Reize, die in gleicher Weise Körper- und Keimzellen treffen, Simultanreize genannt, im Gegensatz zu den Leitungsreizen, welche nur auf das Soma oder Teile desselben wirken und von diesen durch die organischen Leitungsbahnen auf die Keimzellen übertragen werden.

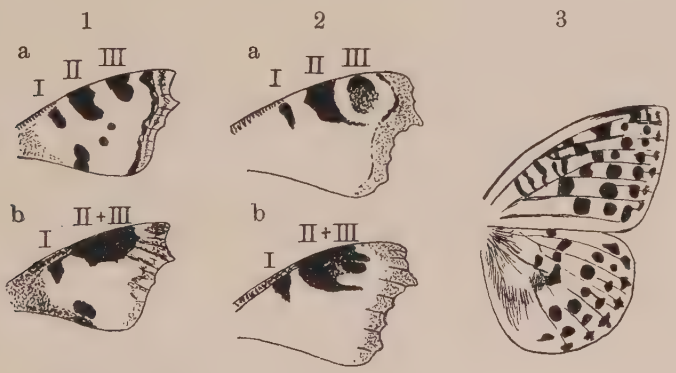
gleichsinnigen Anlageteilchen, Bestimmungsstücke oder Determinanten, treffen [1]).

Diese Vorstellungen hat dann E. Fischer [2]) auf seine Ergebnisse beim Bärenspinner, Arctia caja, übertragen. Auf diese Beobachtungen, auf Standfuß' frühere Befunde beim kleinen Fuchs, Vanessa urticae, und auf diejenigen von Schröder beim Stachelbeerspanner, Abraxas grossulariata, soll gleich hier eingegangen werden, obwohl sie kaum durch die Hypothese einer Parallelinduktion erklärt werden können.

Bei Arctia caja bewirkt die Behandlung der Puppen mit intermittierender Kälte (— 8° C) eine teilweise sehr starke Verdunkelung der Schmetterlinge. Unter den Nachkommen waren einige (17 von 173) in demselben Sinne abgeändert, wie die Eltern, obwohl sie bei normaler Temperatur aufgezogen waren.

Werden ferner die Puppen vom kleinen Fuchs (Vanessa urticae, Fig. 81, 1a) mit mäßig erniedrigter bzw. mäßig erhöhter Temperatur

Fig. 81.



Oberseite 1. von Vanessa urticae (a normal, b Frost- und Hitzeaberration), 2. von Vanessa Jo (a normal, b Frost- und Hitzeaberration), 3. von Argynnis Laodice (mit verhältnismäßig „primitiver" Zeichnung).

(0° bis + 15° bzw. 35 bis 37°) behandelt, so schlüpfen Falter aus, welche in ihrem Farbenmuster mit den natürlichen Varietäten polaris (Nordkap, Amurgebiet, Kamtschatka) und ichnusa (Sardinien, Korsika) übereinstimmen, und als künstliche Kälte- und Wärmeaberrationen bezeichnet werden. Wenn dagegen sehr niedrige oder sehr hohe Temperaturen angewandt werden (0° bis — 20° bzw. + 42 bis + 46°), so erscheinen extrem gefärbte Frost- und Hitzeaberrationen, welche bisher mit Sicherheit noch nicht im Freien gefunden worden

[1]) Keimplasma 1892, S. 526; 1895, S. 50. Nach Roux 1911, S. 315 würden in solchen Fällen die äußeren Reize einerseits das den Körperzellen regenerationsfähiger Gewebe beigegebene Vollkeimplasma (Reserve-Idioplasma), andererseits das Keimplasma der Keimzellen treffen („biplasmatische Parallelinduktion").

[2]) 1901, S. 363.

sind und den Namen ichnusoides (nigrita) führen. Charakteristisch für diese durch extreme Temperaturreize erzeugten Variationen (Fig. 81, 1b) sind hauptsächlich die Verschmelzung der beiden ersten Vorderrandflecke (II und III) zu einem breit-oblongen Fleck, der Schwund der beiden kleinen Flecke in der Mitte des Vorderflügels, die Verwischung der Randbinde und die Auflösung ihrer blauen Halbmonde, sowie die Verdunkelung der Oberseite der beiden Hinterflügel.

Ganz analoge Abänderungen und damit eine weitgehende Verähnlichung weisen bei entsprechender Behandlung einige nahe verwandte Vanessaarten, insbesondere der große Fuchs (V. polychloros) und das Tagpfauenauge (V. Jo, Fig. 81, 2a—b) auf. Speziell bei letzterem werden die charakteristischen Augenflecke unterdrückt, indem die dem äußeren Vorderrandfleck entsprechende Pupille des Auges (2a, III) mit dem folgenden Randfleck (2a, II) zu einem oblongen Feld verschmilzt (2b, II + III).

Die durch Frost und Hitze erzeugten Zeichnungsabänderungen sind teilweise erblich. Werden nämlich künstlich erzeugte ichnusoides-Individuen gepaart, so treten unter den Nachkommen auch dann, wenn diese im Puppenstadium bei normaler Temperatur gehalten werden, neben normalen Faltern einige Individuen mit den charakteristischen Zeichnungsabänderungen von ichnusoides auf. Standfuß beobachtete unter den 43 Nachkommen eines abgeänderten Paares 4 abgeänderte ♂, E. Fischer konnte später von einem abgeänderten Pärchen 93 normale, 27 schwach und 18 stark veränderte Nachkommen ziehen. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte Chr. Schröder[1]) beim Stachelbeerspanner.

Es fragt sich nun, wie diese Vererbungserscheinungen zu verstehen sind und ob hier tatsächlich eine parallele Induktion ($A — A — A$)[2]) angenommen werden kann. Faßt man von den verschiedenen, durch Temperaturwirkung erzielten Abänderungen die vor allem auffallende Verdunkelung ins Auge, so könnte man sich in der Tat denken, daß Frost und Hitze in sämtlichen Zellen des Organismus, also auch in den Schuppenbildungszellen der Puppe und in den Keimzellen, eine vermehrte Tendenz zur Pigmentproduktion hervorrufen, und die Vererbung könnte dann ohne weiteres als eine parallele Induktion, als eine gleichsinnige Beeinflussung des Personal- und Germinalteiles aufgefaßt werden ($A — A — A$). Indessen sahen wir ja, daß speziell die Frost- und Hitzeaberrationen der Vanessaarten keineswegs bloß durch intensivere und ausgedehntere Pigmentierung von den normalen Typen unterschieden sind, und die Erklärung kann also wenigstens bei Vanessa keine volle Gültigkeit haben[3]). Wir werden später darauf zurückkommen.

[1]) Allg. Zeitschr. Ent., Bd. 8, 1903.

[2]) Die zwei ersten A bedeuten die gleichsinnige Abänderung der elterlichen Körper- und Keimzellen, das dritte die gleichartige Abänderung der Nachkommen.

[3]) Eine ausführliche Widerlegung der Verdunkelungshypothese findet sich bei Fischer 1907; vgl. auch Haecker 1910.

In der nämlichen Weise, wie die Ergebnisse von Standfuß und Fischer, sind auch manche andere Beobachtungen im Sinne einer Parallelinduktion gedeutet worden, so die früher (S. 138) erwähnte, von Ehrlich beschriebene Übertragung der Giftfähigkeit der Mäuse[1]), die aber höchstwahrscheinlich in das Kapitel der Pseudoheredität gehört, und die viel besprochenen Angaben von Kammerer über die Übertragbarkeit erzwungener Farbveränderungen beim Feuersalamander (Salamandra maculosa).

Nach Kammerer bewirkt Aufzucht junger Salamander auf gelber Lehmerde extreme Gelbfärbung, wobei die gelben Flecke zu zwei kontinuierlichen Rückenbinden zusammenfließen (var. taeniata). Aufzucht auf schwarzer Gartenerde hat starke Reduktion des Gelb zur Folge, zum Teil sogar totale Schwarzfärbung, wie beim Alpensalamander (S. atra). Beide Farbenänderungen sollen sich vererben. Diese durch Beobachtungen bei Kreuzungen und Ovarialtransplantationen ergänzten Ergebnisse sind von Kammerer selbst und Semon[2]) als Wirkung einer somatischen Induktion angesehen worden; Secerov[3]) fand, daß beim Salamander $^1/_{173}$ des Tageslichts die Gonaden erreicht und will daher eine direkte Beeinflussung der Keimzellen und also eine Parallelinduktion nicht ausschließen; Lang[4]) endlich denkt an eine „somatisch-physiologische" Parallelinduktion: der durch die Sinnespforten (das Auge) eintretende Reiz wird in nervöse Erregung umgewandelt und veranlaßt die Absonderung veränderter Hormone, welche einerseits Teile des Somas, andererseits die Keimzellen beeinflussen (s. unten).

Schon die Beobachtungen Kammerers über die Beeinflußbarkeit der Elterntiere durch Licht und Feuchtigkeit sind von verschiedenen Seiten stark in Zweifel gezogen worden. Secerov und Herbst fanden allerdings bei Larven, die in gelbem Licht gehalten wurden, eine Vermehrung des Gelb[5]), die vermutlich darauf beruht, daß die schwarzen Pigmentzellen infolge dauernder Kontraktion auch in der Teilung gehemmt werden[6]), aber die Weiterzucht der jungen verwandelten Salamander in gelber, feuchter Umgebung bewirkt, wie Herbst feststellte, im Gegenteil eine Aufteilung und Reduktion der gelben Flecke. v. Frisch sucht diese Gegensätze auf die verschiedenen Versuchsbedingungen zurückzuführen. — Besonders sind

---

[1]) Auch die Erklärung, die O. Hertwig (1898, S. 240) für die Ehrlichschen Ergebnisse gegeben hat, nähert sich diesen Gedankengängen. Er denkt dabei allerdings an die Möglichkeit, daß nicht das Idioplasma, sondern das Ernährungsplasma (s. oben S. 118) sämtlicher Zellen des Muttertieres einschließlich der Geschlechtszellen verändert worden ist.

[2]) 1912, S. 74, 117 ff., 125.

[3]) Arch. Entw.-Mech., Bd. 33, 1912.

[4]) 1914, S. 184.

[5]) Vgl. Secerov, Biol. Centralbl., Bd. 34, 1914, S. 339; K. Herbst, Beitr. zur Entwickelungsphys. d. Färb. u. Zeichn. d. Tiere. I. Abh. Heidelb. Ak. Wiss., Bd. 7, Heidelberg 1919; K. v. Frisch, Biol. Centralbl., Bd. 40, 1920.

[6]) Vgl. Babáks Befunde bei Axolotllarven, Pflüg. Arch., Bd. 149, 1913.

dann auch gegen die bisher allerdings noch von keiner Seite wiederholten Vererbungsversuche Kammerers starke Bedenken erhoben worden [1]).

Gegen die Annahme einer **reinen Parallelinduktion** (biplasmatische P. nach Roux), unmittelbare, gleichzeitige Wirkung des Reizes auf Soma- und Keimzellen, sind besonders von Semon (1912) starke physikalische und physiologische Einwände erhoben worden, vor allem wurde gesagt, daß die hauptsächlich in Betracht kommenden äußeren Faktoren, Licht und Wärme, die Keimzellen in sehr abgeschwächtem Grade treffen. Wie soll ferner eine feuchte Umgebung, der z. B. bei den Salamanderversuchen neben dem Lichte eine wichtige Rolle zugeschrieben wird, auf die in der Leibeshöhle von Lymphe umspülten Gonaden einen abändernden Einfluß ausüben können? In der Tat dürfte eine reine Parallelinduktion nur sehr selten nachzuweisen sein, dagegen ist eher an das Vorkommen einer somatisch-physiologischen Parallelinduktion in etwas allgemeinerem Sinne, als in dem von Lang gemeinten, zu denken, nämlich an die Möglichkeit, daß die Reize durch Vermittelung der Sinnesorgane, des Nervensystems und des innersekretorischen Apparates primär die Gesamtverfassung und den allgemeinen Stoffwechsel (Chemismus) verändern und daß von hier aus einerseits bestimmte Körperzellen, andererseits die Keimzellen gleichsinnig abgeändert werden [2]). Kürzer könnte man von einer **indirekten Parallelinduktion** sprechen [3]).

Die Annahme einer indirekten Parallelinduktion wird in manchen Fällen vom Boden der mehrfach (S. 130, 135) erwähnten Pluripotenzhypothese aus noch verständlicher, wenn man im Artplasma jeder Spezies eine größere, aber nicht unbegrenzte Zahl von virtuellen Entwickelungspotenzen annimmt, welche meist genereller Natur sind, d. h. allen Arten einer größeren Organismengruppe gemein sind und unter dem Einfluß der durch bestimmte Reize hervorgerufenen Stoffwechselabänderungen sowohl in den Keimzellen, wie in den noch nicht differenzierten Embryonal- und Larvenzellen zur Entfaltung kommen [4]). In solchen Fällen würde also eine **Parallelaktivierung** der latenten generellen Potenzen in Keim- und Somazellen durch den veränderten Chemismus stattfinden.

So beruht die weitgehende Verähnlichung der Vanessaarten in den Standfußschen Experimenten nicht bloß auf der Zurückdiffe-

---

[1]) Vgl. D. v. Hansemann, Berl. Kl. Woch. 1913, Nr. 9, S. 403; E. Baur, Vererbungslehre, 2. Aufl., S. 58; V. Jollos, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 12, 1914, S. 70.

[2]) Vgl. Haecker 1913, S. 55. Vgl. auch H. Stieve, Arch. mikr. Anat., Bd. 44, 1918.

[3]) 1914, S. 55, 58. Auch C. Hart, Berl. klin. Woch. 1920, S. 654, spricht in ähnlichem Sinne von mittelbarer P.

[4]) Vgl. hierzu auch Ribbert 1911 („Äußere Einflüsse können doch an einem Lebewesen überhaupt nichts Neues erzeugen; sie können nur Schlummerndes zum Erwachen bringen") und Woltereck 1911, welcher die erblichen Farbänderungen bei Schmetterlingen usw. nicht als Neuerscheinungen oder Transmutationen, sondern als vorherbestimmte Reaktionen innerhalb der „Reaktionsnorm" auffaßt.

renzierung spezifischer Merkmale (s. unten), sondern zum Teil offenbar auch darauf, daß unter der Wirkung der gleichen Reize in den einander nahestehenden Arten gewisse generelle Potenzen geweckt und auf diese Weise Merkmale zur Entfaltung gebracht werden, die nicht als Entwickelungshemmungen ontogenetischer Art zu deuten sind, auch keineswegs schon einmal in der Ahnenreihe manifest gewesen sein müssen. Dazu gehört vor allem die Verschmelzung der beiden distalen Randflecke des Vorderflügels (II + III nach Dixey), wie sie in übereinstimmender Weise bei mehreren Vanessaarten hervortritt (Fig. 81, 1 und 2, b, II + III).

Die teilweise Vererbung derartiger Variationen würde dann durch die Annahme erklärt werden können, daß sowohl die Schuppenbildungszellen der Flügelanlagen als auch die Keimzellen unter der indirekten Wirkung der Reize die nämliche Umstimmung erfahren, so daß neben der Hemmung gewisser spezifischer Anlagen (siehe unten) bestimmte generelle, normalerweise latente Anlagen geweckt werden. Es spielt sich also die indirekte Parallelinduktion zum Teil in der speziellen Form einer **Parallelaktivierung** ab.

Fig. 82.

A Normale neugeborene Larve von Salamandra maculosa, ins Wasser abgesetzt. B Normale, als „Vollmolch" neugeborene Salamandra atra, auf dem Lande abgesetzt. Nach Kammerer.

In ähnlicher Weise dürfte es wohl auch zu verstehen sein, wenn nach Kammerer bei Einwirkung künstlicher Bedingungen die beiden in der Jetztzeit scharf voneinander geschiedenen Molcharten, der Feuer- und der Alpensalamander (Salamandra maculosa und S. atra), bezüglich ihres Verhaltens bei der Fortpflanzung und des Charakters der Larven einander ähnlicher werden und die betreffenden Abänderungen auch ohne Fortdauer der künstlichen Versuchsbedingungen wenigstens teilweise auf die Nachkommen vererbt werden.

Wird S. maculosa bei geringer Feuchtigkeit gehalten, so setzt sie nicht, wie normalerweise, eine größere Zahl von kiemenatmenden Larven (Fig. 82, A) ins Wasser ab, sondern gebiert nur eine kleine Anzahl, bei längerer Angewöhnung überhaupt nur zwei kiemenlose „Vollmolche". Sie zeigt also eine entschiedene Annäherung an S. atra, welche normalerweise zwei kiemenlose Vollsalamander (Fig. 82, B) absetzt, während die übrigen Uteruseier, zu einem Dotterbrei eingeschmolzen, den beiden überlebenden Embryonen als Nahrung dienen. Die als Vollmolche geborenen maculosa-Salamander (zweite Generation) gebären auch dann, wenn sie in normale Feuchtigkeitsbedingungen versetzt werden, Larven, welche nach Zahl, Größe und

Entwickelungsgrad immer noch eine bedeutende Annäherung an S. atra, also anscheinend eine Vererbung der vom Elterntier unter künstlichen Bedingungen erworbenen Eigenschaften erkennen lassen. Bei Fortdauer der künstlichen Bedingungen findet eine noch stärkere Annäherung an S. atra statt: ein in einem Aquarium ohne Wasserbecken gehaltenes Weibchen der zweiten Generation gebar zwei Vollsalamander von bedeutender Größe (40 bis 41 mm)[1]) und dunkler Färbung, sowie ohne eine Spur von Kiemen und Flossensaum (vgl. Fig. 82, B)..

Umgekehrt setzt S. atra in wassergesättigter Umgebung statt der zwei schwarzen Vollmolche eine größere Anzahl von gefleckten, mit Kiemen und Ruderschwanz ausgestatteten Larven ab, und diese in der Jugend an S. maculosa (Fig. 82, B) erinnernde zweite Generation gebiert im Wasser Larven, welche in bezug auf die vollkommenere Ausbildung des Ruderschwanzes noch eine weitere Steigerung der maculosa-Charaktere aufweisen.

Resultate ähnlicher Art ergeben sich bei Versuchen mit der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans). Diese Kröte laicht, im Gegensatz zu unseren anderen Batrachiern, auf dem Lande und produziert eine verhältnismäßig geringe Zahl (18 bis 86) großer, dotterreicher Eier, welche wegen ihrer Klebrigkeit bei der Begattung an den Schenkeln des Männchens hängen bleiben und von diesem bis zum Ausschlüpfen der Kaulquappen herumgeschleppt werden. Durch die Wirkung hoher Temperaturen (25 bis 30° C) werden nun die brünstigen Tiere namentlich in den späteren Laichperioden veranlaßt, mehr und mehr das Wasser aufzusuchen und hier sich der Eischnüre zu entledigen. Gleichzeitig steigt die Zahl der Eier bis auf 115, ihre Größe und ihr Dottergehalt werden geringer und ihre Entwickelungsfähigkeit im ungewohnten Medium nimmt zu.

Wurden nun die in späteren Laichperioden abgelegten Eier der Stammgeneration in normale Bedingungen versetzt, so laichten die aus ihnen hervorgehenden Individuen zweiter Generation im Wasser, die Zahl der Eier der ersten Laichperiode übertraf die Norm, ihre Größe war geringer und ihre Resistenzfähigkeit im abnormen Medium eine sehr bedeutende.

Werden die Eier der Stammgeneration in hoher Temperatur (25 bis 30° C) gelassen, so tritt die Annäherung der zweiten Generation an die primitiven Laichgewohnheiten anderer Froschlurche noch stärker hervor. Die Gallerthülle der Eier der zweiten Generation nimmt an Dicke zu, die Larven zeigen typische Amphibienkiemen und die erwachsenen ♂ der dritten und noch mehr die der vierten Generation entwickeln in der Brunst Daumenschwielen.

Auch bei den Ergebnissen der Kammererschen Versuche kann, wie bei den Schmetterlingsversuchen, eine mindestens doppelte

[1]) Die Länge der Larven von S. maculosa beträgt normalerweise 23 bis 30 mm.

Wirkung der veränderten Lebensbedingungen unterschieden werden. Neben ausgesprochenen Zurückdifferenzierungen hochspezialisierter Artmerkmale (z. B. der Viviparie bei S. atra und des Laichinstinktes bei Alytes) und Atavismen (Wiederauftreten der Daumenschwielen bei Alytes) treten bei S. atra und Alytes (man denke an die Annäherung der S. maculosa an atra) Abänderungen auf, die vielfach den Anschein von progressiven Variationen haben und deren Entstehung an die Entfaltung genereller, latenter, nur unter abnormen Bedingungen zur Entwickelung kommender Anlagen bei Vanessa erinnert. Auch hier scheint mir die Annahme am nächsten zu liegen, daß es sich bei den beobachteten Vererbungserscheinungen nicht um eine somatische Induktion der Keimzellen durch Leitung handelt, sondern daß auch hier, wie bei den Vanessen, die Vererbung auf einer indirekten, von primären Abänderungen des Gesamtchemismus ausgehenden Parallelinduktion der Körper- und Keimzellen beruht und ihr also blastogene Abänderungen zugrunde liegen.

Eine indirekte Parallelinduktion in der speziellen Form der Parallelaktivierung genereller Potenzen liegt vielleicht auch vor, wenn bei Wasserflöhen (Daphnia, Hyalodaphnia) die bei starken Ernährungsschwankungen hervortretenden Veränderungen der Kopfhöhe und Kopfform auch bei der ersten, bei normalen Verhältnissen aufwachsenden Nachkommengeneration wiederkehren (Woltereck)[1]), und wenn die Belichtung der Kohlweißlingpuppen mit rotem oder orangenem Licht nicht bloß eine Farbveränderung der Puppen selbst (Reduktion der schwarzen Zeichnungselemente und des weißen, opaken Hypodermispigmentes und infolgedessen Durchscheinen des Grüns der tieferen Gewebe) bewirkt, sondern auch die unter normalen Bedingungen gehaltenen Nachkommen in einem viel größeren Prozentsatz (42,8 Proz.) als die Kontrolltiere (7 Proz.) den zeichnungsarmen, grünen Typus aufweisen (Dürken). Im Wolterecksehen Falle könnte allerdings auch eine einfache Nachwirkung des Ernährungszustandes des Muttertieres vorliegen, so wie eine auf gutem Boden wachsende Pflanze größere Samen hervorbringen kann, aus denen größere Keimpflanzen entstehen[2]).

Häufiger als in einer Parallelaktivierung genereller Potenzen scheinen sich die Gleichgewichtsstörungen des Chemismus, wie sie durch Veränderungen der Lebenslage (abnorme Temperaturverhältnisse, Unterernährung, Domestikation mit ihren zum Teil psychischen Wirkungen) hervorgerufen werden, darin zu äußern, daß beim Elter und Kind ausgesprochen spezifische Merkmale in gleichem Sinne eine Zurückdifferenzierung, eine **Parallelreduktion** erfahren. Durch die Veränderungen des Chemismus werden insbesondere die

[1]) Woltereck 1913 (S. 538) denkt bei positiven Formveränderungen an eine gleichsinnige Abänderung der in den Soma- und Keimzellen wirksamen Enzyme infolge der durch reichliche Ernährung herbeigeführten Blutdruckerhöhung.

[2]) Lang 1914, S. 26.

labilsten Elemente des Artbildes, nämlich die hochspezialisierten, am feinsten abgestimmten Anpassungscharaktere aus der Gleichgewichtslage gebracht, also gewissermaßen die Spitzen oder äußersten Triebe der Art- und Rassenentwickelung kupiert werden, so wie bei einem Erdbeben vorwiegend die Turmspitzen und Kamine leiden. Als Wirkung jener Störungen treten also bei der zunächst betroffenen Generation Entwickelungshemmungen in Form von Zurückdifferenzierungen, Entspezialisierungen auf. Es sei an die Verkümmerung bzw. Unterdrückung hochspezialisierter sekundärer Geschlechtscharaktere (Geweihe der Hirsche, karminrote Schmuckfarbe des Hänflingmännchens) in der Gefangenschaft erinnert.

Nun wird aber auch das Keimplasma an den allgemeinen Gleichgewichtsstörungen teilnehmen, und zwar kann man sich in Anlehnung an Giglio-Tos (s. S. 26, 119) denken, daß die Biomoleküle des Keimplasmas infolge abnormer Assimilationsverhältnisse nicht imstande sind, nach jedem Teilungsakt der Keimzellen die typische Artplasma-Architektonik wiederherzustellen, die sie in den Pro- und Metaphasen der Teilung vorübergehend eingebüßt haben. Bei dieser Insuffizienz des geschwächten Keimplasmas werden aber vermutlich gerade die phylogenetisch jüngsten, am meisten komplizierten morphologischen Verhältnisse, die vielleicht in Form von „Seitenketten" der Moleküle zu denken sind (S. 27), unvollständig zur Ausbildung kommen. So werden denn auch bei den Nachkommen vorzugsweise die jüngsten Eigenschaften, die am meisten spezialisierten Komponenten des Artbildes, die ja auch in der Ontogenese im allgemeinen zuletzt zur Entfaltung kommen, aus dem Geleise gebracht oder in ihrer Entwickelung vollkommen unterdrückt werden. Dies werden aber wenigstens zum Teil die nämlichen Charaktere sein, die schon bei den Eltern durch die nämlichen Einflüsse entspezialisiert worden waren. Es treten also auf Grund einer inneren Notwendigkeit im ganzen die nämlichen Entwickelungshemmungen wie bei den Eltern auf.

Beispiele sind gewisse Erscheinungen bei den Temperaturaberrationen von Vanessa[1]), so das Zurückfallen der ziegelroten Grundfarbe von V. urticae in ein düsteres Braun und die Tilgung der blauen Flecke am Flügelrande, beides Abänderungen, die bei den der Temperaturwirkung nicht mehr ausgesetzten Nachkommen wiederkehren. Auch beim Tagpfauenauge (V. Jo) treten beim Elter Zurückdifferenzierungen auf, so die Verwandlung des spezifischen Purpurbraun in ein düsteres Braun und die Auslöschung der Augenflecke. Würde es auch in diesem Falle gelingen, abgeänderte Nachkommen zu erzielen, so würden diese vermutlich die nämlichen Entwickelungshemmungen zeigen. Ähnliche Fälle liegen wohl auch vor, wenn beim

[1]) Vgl. F. A. Dixey, Trans. Ent. Soc. Lond. 1894; Weismann, Vortr. II, 2. Aufl., S. 229; A. Fischer 1907.

Schwammspinner (Lymantria dispar) die Raupen nach Kastration und Implantation fremder Ovarien Warzendefekte zeigen und bei den nicht-operierten Nachkommen ebenfalls solche auftreten können[1]), und wenn bei Fütterung der Raupen derselben Art mit ungewöhnlicher Nahrung, speziell mit Walnußblättern, die ausschlüpfenden Schmetterlinge Verzwergung und albinistische Veränderungen der Flügelzeichnung zeigen und diese beiden Defekte auch bei den Nachkommen wiederkehren, auch wenn den Raupen wieder die gewöhnliche Nahrung, Eichen- und Birkenblätter, gereicht werden[2]).

Parallelreduktionen ähnlicher Art hat, wie wir sahen (S. 155 f.), Kammerer bei Salamandra atra und Alytes beobachtet, und in dieser Weise mögen auch einige Instinktabänderungen zu deuten sein, welche von Pictet bei Schmetterlingsraupen durch abnorme Lebensbedingungen hervorgerufen wurden und bei den unter normalen Verhältnissen aufwachsenden Nachkommen wieder zum Vorschein kamen, so die erwähnte künstliche Gewöhnung der Schwammspinnerraupen an Walnußblätter und Tannennadeln und die durch Wärme bewirkte Aufgabe des Winterschlafes bei den Raupen des Eichenspinners (Lasiocampa quercus)[3]).

In den beiden bisher besprochenen Fällen, bei der reinen und indirekten Parallelinduktion, kann, wie dies schon von Weismann[4]) u. a. wenigstens für die reine Parallelinduktion betont worden ist, nicht von einer Vererbung erworbener Eigenschaften im Sinne Lamarcks gesprochen werden, wohl aber von einer Vererbung, und zwar von einer Vererbung erworbener Anlagen im Sinne O. Hertwigs oder, wie man auch sagen kann, einer Vererbung exoblastogener Anlagen, da als Ursache der bei den Nachkommen auftretenden Abänderungen jedenfalls bei den meisten angeführten Beispielen Variationen des Keimplasmas der Eltern anzusehen sind und es sich also um blastogene, durch äußere Reize hervorgerufene Abänderungen handelt.

Fakultativ-identische Teilvererbung. Den Erscheinungen der indirekten Parallelinduktion stehen, äußerlich betrachtet, diejenigen Vorkommnisse nahe, die ich als fakultativ-identische Teilvererbung (fakultative oder akzidentelle Kongruenz der Symptome) bezeichnen

---

[1]) B. Klatt, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 22, 1919, S. 38.

[2]) Pictet 1905. Vgl. die ausführlichen Besprechungen bei Semon (1912, S. 73), der von einer „konstitutionellen Schwächung" durch ungeeignete Nahrung spricht, und bei Dürken (1919, S. 74, 376), der an eine Fortwirkung von Veränderungen des Cytoplasmas der Keimzellen („plasmogene Vererbung") denkt.

[3]) Pictet 1905, sowie Arch. sci. phys. et nat., Vol. 31, 1911 und Verh. Schweiz. naturf. Ges., Bd. 1, 1910 (s. auch Semon 1912, S. 81). Vgl. auch Schröders Fütterungsversuche beim Weidenblattkäfer, Phratora vitellinae, und bei einer Motte, Gracilaria stigmatella (Verh. D. Zool. Ges. 1903).

[4]) Weismann, Vorträge (Vortr. XXXI); Ribbert 1912; Martius 1914, siehe Kap. 14, S. 139.

möchte[1]). Es kann nämlich offenbar eine mehr gelegentliche Übereinstimmung der Abänderungen bei Eltern und Kindern auch dadurch zustande kommen, daß durch Reize, welche die Eltern treffen, Gleichgewichtsstörungen allgemeinerer Art hervorgerufen werden, welche, ohne daß sie zunächst die Vitalität und Zeugungsfähigkeit wesentlich beeinträchtigen, zu einer Reihe von Anomalien mehr oder weniger pathologischen Charakters führen und auch eine konstitutionelle Erschütterung der Keimzellen, eine Keimverderbung oder Blastophthorie (Aug. Forel) herbeiführen. Die aus diesen geschwächten Keimzellen entstehenden Nachkommen werden naturgemäß nicht vollwertig sein und allerlei Aberrationen zeigen, unter welchen sich auch gelegentlich solche befinden, die mit denjenigen der Eltern übereinstimmen. Von einer Vererbung im strengen Sinne des Wortes kann dann wohl kaum gesprochen werden, da die Abänderungen der Nachkommen unserer Annahme zufolge nicht durch bestimmte Abänderungen des Keimes hervorgerufen werden, andererseits erscheint es auch nicht zulässig, diese Form der Übertragung als eine Scheinvererbung zu bezeichnen, weil darunter ganz andere Dinge, nämlich die germinale und plazentare Infektion verstanden werden.

Namentlich auf botanischem Gebiete liegen Beobachtungen einer Defektkongruenz vor, die wohl in dieser Weise zu deuten sind.

So hat Klebs bei der Hauswurz (Sempervivum) durch Veränderung der Kulturbedingungen (Düngung, hohe Temperatur, Feuchtigkeit) Blütenvariationen bestimmter Art (veränderte Zahl der Blumenblätter usw.) hervorgerufen und weiterhin gefunden, daß diese Variationen auch bei der ersten Tochtergeneration unter ganz anderen Bedingungen wieder zum Vorschein kommen können. Ebenso hat Blaringham beim Mais durch Verstümmelung des Hauptlalms Entwickelungsanomalien (z. B. mit frühem Blühen verbundene Zwergwüchsigkeit) erzeugt, die bei den Nachkommen wiederkehren[2]).

Vermutlich sind auch die bekannten Beobachtungen von Brown-Séquard[3]), welche so oft als entscheidende Beweise für das Vorkommen einer Lamarckschen Vererbung angeführt worden sind, in dieser Weise zu deuten. Brown-Séquard hat bei Meerschweinchen mittels Verletzung verschiedener Teile des zentralen und peripheren Nervensystems (Herausschneiden eines Teiles der grauen Substanz des Gehirns, Durchschneidung des Rückenmarks, des Nervus ischiadicus, Nervus poplitaeus internus usw.) Erscheinungen hervorgerufen,

[1]) Haecker 1913, S. 49, 55.

[2]) B. Blaringham, Mutations et traumatiomes, Paris 1908. Zitiert bei H. Fischer 1910, S. 754.

[3]) Die Versuche Brown-Séquards sind inzwischen von verschiedener Seite (Westphal, Obersteiner und besonders Maciesza und Wrzosek, Arch. Rass. u. Ges. Biol. 1911) wiederholt und modifiziert worden. Vgl. hierzu auch Weismann, Aufs., S. 375; Semon 1912, S. 55ff.

welche an verschiedene Symptome der Epilepsie des Menschen erinnern. Die Nachkommen dieser Tiere waren im allgemeinen klein, schwächlich und dekrepit und wiesen Lähmungserscheinungen, Atrophien oder Gangräne an verschiedenen Körperstellen auf. Im allgemeinen entsprechen die bei den Jungen hervortretenden Erscheinungen nicht denjenigen, welche bei den Eltern durch die Verletzung hervorgerufen waren, aber in einigen wenigen Fällen (in 1 und 2 Proz. der Fälle) zeigten sie selber wieder, ohne daß sie operiert wurden, epileptische Erscheinungen.

Bei einer Nachprüfung fanden Maciesza und Wrzosek, daß von 82 Nachkommen, bei deren Eltern Epilepsie künstlich hervorgerufen wurde, im ganzen 33 bei mechanischer Hautreizung inkomplette Anfälle zeigten, daß aber allerdings auch bei den Abkömmlingen nicht-operierter Tiere solche Anfälle, wenn auch weniger leicht, ausgelöst werden konnten. Man wird also daran denken können, daß auch bei den Brown-Séquardschen Versuchen eine allgemeine konstitutionelle Erschütterung des Somas der Eltern und eine Schwächung ihrer Keimzellen bewirkt wurde und daß letzteres zur Folge hatte, daß bei den ebenfalls konstitutionell geschwächten Jungen unter anderem auch eine gesteigerte Disposition für Epilepsie auftrat. Es würde also im wesentlichen dasselbe vorliegen, wie bei Meerschweinchen, die, in ganz jugendlichem Alter mit Röntgenstrahlen behandelt, zwergwüchsig bleiben und zwergwüchsige Nachkommen erzeugen [1]).

Nicht ganz auszuschließen ist allerdings auch die Möglichkeit, daß in solchen Fällen durch die Traumen Störungen von bestimmter trophischer Art herbeigeführt und Toxine freigemacht werden, welche durch Vermittelung des Blutes den Fötus in gleicher Richtung wie die Eltern schädigen.

Das Endglied der Reihe, die uns von der (fiktiven) reinen Parallelinduktion durch die indirekte Parallelinduktion zur fakultativ-identischen Vererbung führte, bilden diejenigen Fälle von **Keimverderbung** oder **Blastophthorie**, in welchen bei schwerer Schädigung des Körpers durch länger dauernde Giftwirkung auch die Keimzellen geschwächt werden und infolgedessen verkümmerte und lebensschwache Nachkommen entstehen können, wie dies für den Menschen bei Alkoholmißbrauch und chronischer Bleivergiftung feststeht und für Meerschweinchen, bei denen die Elterngeneration Alkoholdämpfen ausgesetzt wurde, experimentell nachgewiesen wurde (Stockard) [2]). Die Symptome stimmen in solchen Fällen in beiden Generationen im allgemeinen nicht überein, wenn auch speziell beim menschlichen Alkoholismus in einigen Punkten (Schwäche des Verdauungsapparates, geringere Resistenz gegen Krankheiten) eine Kongruenz der Symptome gelegentlich auftreten mag.

---

[1]) M. Fränkel, Arch. mikr. Anat., Bd. 80, II, 1912.

[2]) Ch. R. Stockard, Arch. intern. Med., Vol. 10; Amer. Journ. Anat., Vol. 10, 1910.

Auf eine letzte Möglichkeit einer gleichsinnigen Abänderung von Eltern und Kind sei hier kurz hingewiesen. Es könnte bei Formen, die im Laufe der Stammesgeschichte einem mehrmaligen Wechsel der Lebensbedingungen ausgesetzt waren, eine doppelte Anpassung an diesen Wechsel stattgefunden haben: auf der einen Seite würden sie eine bestimmte Modifikabilität oder Plastizität in der Weise erworben haben, daß das Soma auf Grund eines bestimmten Reaktionsvermögens des Keimplasmas während der Ontogenie jeweils die der jeweiligen Lebenslage entsprechende Entwickelung einschlägt, ähnlich wie das bekannte Polygonum amphibium je nach dem Aufenthaltsort Land- oder Schwimmblätter ausbildet. Außer jenem Reaktionsvermögen könnte aber das Keimplasma nachträglich auf Grund eines besonderen Anpassungsprozesses noch die Fähigkeit erworben haben, auf die äußeren Verhältnisse so zu reagieren, daß auch schon die Anpassung der folgenden Generation an die neuen Lebensbedingungen vorbereitet oder beschleunigt wird. Es läge dann eine Art von doppelter Sicherung im Sinne von Rhumbler und Becher, eine **prädeterminierte Parallelinduktion** vor[1]).

Literaturverzeichnis zu Kapitel 16.

Brown-Séquard, Versch. Abhandlungen. C. R. Soc. Biol. 1850, Arch. Phys. Norm. Path. 1869—1893.

Dürken, B., Einführung in die Experimentalzoologie. Berlin 1919 (Springer).

Fischer, E., Exp. Unters. über d. Vererb. erw. Eig. Allg. Zeitschr. Ent., Bd. 6, 1901 (vgl. Arch. Rass. u. Ges. Biol., 4. Jahrg., 1907).

—, H., Gibt es eine Vererb. erw. Eig.? Naturw. Woch., Bd. 9, 1910.

Haecker, V., Vererbungs- und variationstheoretische Einzelfragen. II. Über die Temperaturaberr. der Schmett. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 4, 1910.

Hertwig, O., D. Zelle u. d. Gewebe. II. Jena 1898, sowie Allg. Biologie.

Kammerer, P., Vererb. erzwung. Fortpflanzungsanpassungen. I. und II. (Salamandra). Arch. Entw.-Mech., Bd. 25, 1907. III. (Alytes). Ebenda, Bd. 28, 1909.

—, Vererb. erzwung. Farbenabänderungen. IV. Ebenda, Bd. 36, 1913.

Klebs, G., Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss. 1909.

Lang, A., Die exp. Vererbungslehre. Jena 1914.

Pictet, A., Influence de l'alimentat. s. l. variation des Papillons. Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève, Vol. 35, 1905.

Plate, L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 3. Aufl. Leipzig 1908.

Przibram, H., Experimental-Zoologie. III. Leipzig u. Wien 1910.

Ribbert, H., Über Vererbung. Deutsche med. Wochenschr., 1. Juni 1911.

—, Die Bedeutung d. Krankheiten f. d. Entw. d. Menschheit. Bonn 1912.

Roux, W., 1911, s. Kap. 14, S. 139.

Semon, R., 1912, s. Kap. 15, S. 149.

Standfuß, M., Handbuch der paläarkt. Großschmetterlinge. Jena 1896.

—, Gesamtbild der usw. Temp.- u. Hybridisationsexperim. Insektenbörse, Bd. 16, 1899.

—, Die Resultate 30jähriger Exp. usw. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. (Luzern) 1905.

Weismann, A., Keimplasma, 1892, s. Kap. 3, S. 27; Aufsätze, 1892, s. Kap. 14, S. 139; Vorträge, 1904, s. Kap. 15, S. 149; 1906, s. Kap. 15, S. 149.

—, Äußere Einflüsse als Entwickelungsreize. Jena 1894.

—, Neue Vers. zum Saison-Dimorphismus d. Schmett. Zool. Jahrb. (Syst.) 1895, u. Jena 1895.

Woltereck, Beitrag z. Analyse d. „Vererbung erworben. Eigenschaften". Ebenda 1911.

—, Über Funktion usw. der sog. „Schwebe-Fortsätze" pelag. Cladoceren. Zoologica, Heft 67, 1913.

[1]) Vgl. F. Lenz, Arch. Rass. u. Ges. Biol. 1912, S. 28; V. Haecker 1913, S. 61. Vorstellungen dieser Art finden sich auch bei Ribbert 1912 und Orth 1916, S. 37.

Siebzehntes Kapitel.

Entstehung neuer Anlagen oder exoblastogener Abänderungen. Idiokinese.

Während es sich in den letzten Abschnitten um die Frage gehandelt hat, ob überhaupt eine Lamarcksche Vererbung erworbener Eigenschaften, eine somatische Induktion vorkommt (Kap. 14 und 15), und ferner, wie die Fälle, in denen eine solche scheinbar vorliegt, zu deuten sind (Kap. 16), ist jetzt zu untersuchen, ob und auf welche Weise ganz im allgemeinen durch die Wirkung äußerer Faktoren erbliche, also in Veränderungen des Keimplasmas begründete Abänderungen hervorgerufen werden können, unabhängig davon, ob bereits die von den äußeren Einflüssen zuerst betroffene Generation (die Eltern"-Generation) die betreffenden Abänderungen an ihrem Soma aufweist. Es handelt sich offenbar um die eigentliche Hauptfrage des Problems der Entstehung neuer Anlagen oder exoblastogener Eigenschaften, während die verschiedenen Formen der Parallelinduktion spezielle Fälle darstellen.

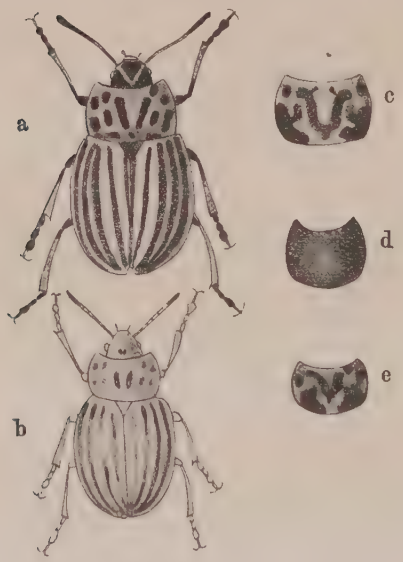
Historisch betrachtet, ist diese Frage ungefähr um die gleiche Zeit gestellt worden wie die Frage, ob eine Lamarcksche Vererbung wirklich vorkommt, aber das allgemeine Interesse hat sich ihr sehr langsam zugewandt und sehr spät ist es hier zu klaren begrifflichen Formulierungen gekommen. Zuerst hat Nägeli (1884) in bestimmter Weise die Ansicht ausgesprochen, daß neben den durch innere Umbildung des Idioplasmas verursachten autonomen oder Vervollkommnungsänderungen durch direkte Wirkung der äußeren Reize auf das Idioplasma Anpassungsänderungen hervorgerufen werden, deren Anlagen sehr langsam entstehen und erst nach einer langen Reihe von Generationen als sichtbare Merkmale manifest werden. So können in rot oder blau blühenden Pflanzensippen im Laufe von mehreren Generationen die Anlagen zu weißer Blütenfarbe ausgebildet werden, so daß plötzlich weiß blühende Individuen entstehen[1]). Auch Weismann hat in seinem ersten Vererbungsaufsatz (1883)[2]) und in bestimmterer Weise im „Keimplasma" (1892) unter Bezugnahme auf

[1]) 1884, S. 169—173, 541.
[2]) Aufsätze, S. 112.

die klimatischen Variationen des Feuerfalters (s. oben S. 150) die Anschauung vertreten, daß durch Klimaänderungen die Keimzellen umgestimmt werden können, daß ferner der Effekt sich kumulieren und mehr und mehr in einer Abänderung der sichtbaren Merkmale zutage treten, unter Umständen auch sprungweise manifest werden könne [1]).

Der Feuerfalter kommt in Deutschland in einer rotgoldigen, im Mittelmeergebiet in einer schwärzlichen Varietät vor; während bei uns beide Generationen rotgolden sind, ist in einigen Zwischengebieten, z. B. an der Riviera levante die Frühjahrsgeneration rotgolden, die Hochsommergeneration schwarz bestäubt (var. Eleus). Auf Grund seiner Temperaturversuche nimmt Weismann an, daß durch Ausbreitung und Aufenthalt der Spezies in wärmeren Gebieten die die Flügelfärbung bestimmenden Teile (Determinanten) des Keimplasmas immer mehr umgestimmt werden, so daß, wenn in einer bestimmten, für äußere Reize besonders empfänglichen kritischen Periode (sensible Periode späterer Autoren) [2]) starke Wärme wirkt, eine schwarze Bestäubung oder Gesamtfärbung der Flügel ausgelöst wird. Die Umstimmung des Keimplasmas ist naturgemäß in den einzelnen Breitengraden verschieden weit vorgeschritten, und so bewirken in heißen Tälern des Wallis ausnahmsweise Verhältnisse die Entstehung der Eleusform, während an der Riviera die normale Sommerhitze und in Neapel im allgemeinen auch schon die auf die Frühlingsbrut wirkende Temperatur diese Wirkung hat.

Fig. 83.



a Leptinotarsa decemlineata. b Mut. pallida. c L. multitaeniata. d Mut. melanothorax. e Mut. rubicunda.

Bei der weiteren Klärung der Frage haben namentlich die Beobachtungen von Tower (1906) am Koloradokäfer (Leptinotarsa decemlineata, Fig. 83) eine wichtige Rolle gespielt. Wenn bei diesem Käfer äußere Faktoren (Wärme, Kälte, Feuchtigkeit) auf das Puppenstadium zur Einwirkung kommen, solange die mit der „Wachstumsperiode" (S. 57) beginnende Geschlechtszellenreife noch nicht eingesetzt hat, so weisen die betroffenen Tiere im Imagostadium bestimmte Färbungsabänderungen auf, ähnlich den erblichen Aberrationen, welche die Spezies auch in der Natur bildet. Diese künstlich erzeugten Abänderungen sind nicht erblich, d. h. die unter normalen Bedingungen

[1]) 1892, S. 523 ff., 573; vgl. auch 1895.

[2]) Vgl. 1892, S. 527; 1895, S. 50. Merrifield (1893) hat für den Feuerfalter die letzten 5 bis 6 Tage, Dorfmeister (1864, zitiert nach Goldschmidt, Einf. Vererb., S. 435) und Weismann (1892, S. 527) haben für das Landkärtchen (Vanessa levana) den Beginn der Puppenzeit als die kritische Periode für den Einfluß der Temperatur auf die individuelle Flügelzeichnung nachgewiesen.

gezogenen Nachkommen zeigen die normale Färbung. Die Erklärung für diese Ergebnisse liegt offenbar darin, daß rein somatogene Abänderungen zustande gekommen waren und eine nachträgliche Induktion der später sich bildenden Geschlechtszellen augenscheinlich nicht stattgefunden hatte.

Wirken aber die äußeren Faktoren auf die bereits vollkommen ausgefärbte Imago während der sensibeln Periode der Geschlechtszellen, nämlich während der Wachstums- und Reifungsphase (s. Kap. 6) ein, so wird die Imago selber nicht mehr beeinflußt, aber die aus den Geschlechtszellen hervorgehenden Nachkommen zeigen die Abänderungen, offenbar weil es zu einer direkten Beeinflussung des Keimplasmas der Geschlechtszellen gekommen war. In einigen Fällen sind diese künstlich erzeugten Varietäten durch mehrere Generationen hindurch konstant geblieben, bzw. bei Rückkreuzung mit der Stammform dem Mendelschen Modus (Kap. 22) gefolgt. So wurden bei Einwirkung von feuchter Luft und Wärme (etwa 30° C) auf die mexikanische Form L. multitaeniata (Fig. 83, c) Varietäten erzeugt, die den ebenfalls in Mexiko vorkommenden Abarten melanothorax (d) und rubicunda (e) entsprechen. In ähnlicher Weise wurde unter dem Einfluß starker Wärme (etwa 35°), starker Trockenheit und niederen Luftdrucks auf L. decemlineata (Fig. 83, a) eine blasse Form, pallida (b), gezogen. Aus der Kreuzung der pallida mit der Stammform gingen Tiere vom Aussehen der letzteren hervor und in der folgenden Bastardgeneration entstanden 75 Proz. decemlineata- und 25 Proz. pallida-Tiere.

Alles in allem sind die Ergebnisse der Versuche zweifellos so zu deuten, daß in keinem Falle eine somatogene, erbliche Abänderung im Sinne Lamarcks stattgefunden hat. Im ersten Falle, bei der Einwirkung der Reize auf die Puppe, entstand eine somatogene, nicht erbliche Variation oder, wie man jetzt zu sagen pflegt, eine Modifikation, im letzteren Falle, bei der Behandlung der Imago, eine blastogene, erbliche Variation[1]). Es liegt also ein typischer Fall einer Beeinflussung der Keimzellen durch äußere Faktoren vor, aber, wie bei der indirekten Parallelinduktion und bei der fakultativ-identischen Vererbung, wird man auch hier und wohl bei den meisten Erscheinungen ähnlicher Art anzunehmen haben, daß die äußeren Reize nicht direkt die Keimzellen treffen, sondern durch Vermittelung des

---

[1]) Vgl. A. Lang, Verh. D. Zool. Ges. 1909, S. 77 und H. E. Ziegler, Nat. Wochenschr., Bd. 9, 1910, S. 198, sowie die Kritik dieser Auffassung bei Semon 1912, S. 113 und die Gegenkritik bei Lang, Exp. Vererb., S. 196. Wenn Dürken (1919, S. 383), wenigstens soweit der Feuchtigkeitsfaktor in Frage kommt, bei der Entstehung der erblichen Abänderungen eine somatische Induktion annimmt, da offenbar zunächst der allgemeine Stoffwechsel und durch diesen erst die Keimzellen verändert werden, so deckt sich seine Fassung dieses Begriffes in keiner Weise mit der ursprünglichen und üblichen, wonach bei der somatischen Induktion eine primäre Änderung bestimmter Organe stattfindet (S. 140).

Nervensystems oder auf andere Weise den Stoffwechsel und erst durch dessen Vermittelung die Keimzellen beeinflussen. Für eine solche durch äußere Faktoren bewirkte Entstehung neuer Erbanlagen innerhalb des Keimplasmas (Keimesvariationen) hat Lenz den Begriff der Idiokinese[1]) geschaffen.

Das Towersche Beispiel illustriert im speziellen die **erste** der drei Hauptmöglichkeiten, welche bezüglich einer idiokinetischen Abänderung des Keimplasmas und des ersten Auftretens der dadurch bedingten äußeren Eigenschaften bestehen, nämlich das sofortige, sprungweise Auftreten von erblichen Abänderungen, also von Mutationen, bei den unmittelbaren Nachkommen der den veränderten Bedingungen ausgesetzten Generation. Ganz analoge Fälle sind eigentlich nicht bekannt, insbesondere sind die Versuche, bei anderen Tieren auf experimentellem Wege erbliche Mutationen hervorzurufen, bisher erfolglos geblieben, so z. B. diejenigen von Morgan[2]), welcher bei der Taufliege (Drosophila) durch Ätherbehandlung oder Radiumbestrahlung der Eltern zum Ziele kommen wollte. Ob ferner, wie Simroth[3]) angibt, das häufige Auftreten von Albinos und Melanisten bei Vögeln und Nagetieren im Jahre 1909 auf die Trockenheit und Wärme des Sommers zurückzuführen ist, ist unsicher.

Ähnlich liegen die Verhältnisse auf botanischem Gebiete. Auch hier ist über die Bedingungen für die Entstehung gelegentlich auftretender Mutationen, z. B. der in Klebs' Tabakkulturen entstandenen abnormblütigen Form lacerata (mit tief gespaltener Krone und kronenähnlichem Kelch) nichts bekannt. Doch liegt, wie Klebs meint, trotz aller negativen Ergebnisse kein Grund vor, von dem Problem abzustehen, Mutationen auf experimentellem Wege hervorzurufen.

Bezüglich der **zweiten,** schon im Anfang des Kapitels berührten und von Nägeli und Weismann angenommenen Möglichkeit, daß die veränderten Bedingungen erst mehrere Generationen hindurch fortwirken müssen, bis die durch allmähliche Umbildung des Keimplasmas vorbereitete Abänderung mit einem Male als Mutation manifest wird, liegen bisher keine entscheidenden Tatsachen vor, dagegen finden wir mehrfach eine **dritte** Möglichkeit verwirklicht. Es kann nämlich infolge einer andauernden, auf eine längere Reihe von

---

[1]) Änderung des Idion, d. h. dem Typus Eigentümlichen. Vgl. Lang 1912, sowie H. W. Siemens, Arch. Rass. u. Ges. Biol. 1916/17. Nach Lenz soll dieser Begriff auch den oben besprochenen engeren Begriff der Blastophthorie in sich schließen. Andererseits ist der Begriff der Idiokinese selbst etwas enger als der Weismannsche Begriff der blastogenen Abänderungen, welcher auch die endogenen, vom Keimplasma selbst ausgehenden Variationen (s. Kap. 19 unter d) umfaßt, und ebenso enger als der Siemenssche Begriff der Idiophorie (Weitertragung des Idion), womit sämtliche wirklichen Vererbungsprozesse, also auch die Weiterführung des unveränderten Anlagenkomplexes (Idiotypus) gemeint sind.

[2]) Vgl. T. H. Morgan, Am. Naturalist, Vol. 48, 1914; vgl. Loeb u. Bancroft, Science, N. S., Vol. 33, 1911.

[3]) Biol. Centralbl., Bd. 25, 1905.

Generationen sich erstreckenden Wirkung neuer Reize die Abänderung, statt mit einem Male sprungweise hervorzutreten, sich früher oder später mit kleinen Anfängen bemerklich machen und im Laufe der Generationen immer stärker anschwellen. Als solche Akkumulationen[1]) sind verschiedene von Kammerer bei seinen Amphibienversuchen beobachtete Erscheinungen zu betrachten, so das allmähliche Hervortreten der Daumenschwielen bei Alytes (S. 156), und in gewissem Sinne auch die von Generation zu Generation sich steigernde Zahmheit der ägyptischen Gottesanbeterin (Sphodromantis bioculata) bei Zucht der Tiere in der Gefangenschaft[2]). Hierher gehört wohl auch die von F. Boas[3]) genauer verfolgte, von Generation zu Generation sich steigernde Yankeesierung oder Indianisierung der angelsächsischen, deutschen und skandinavischen, aber auch der ostjüdischen und süditalienischen Einwanderer in Nordamerika, und das zunehmende Auftreten melanistischer Schmetterlinge (Cymatophora or und anderer Eulen), welches Hasebroek im O und NO, also an der Leeseite Hamburgs beobachtet und auf die mit der industriellen Entwickelung fortschreitende Vergasung der Luft zurückgeführt hat. Ferner hat Ekman nachzuweisen versucht, daß in den nordischen Reliktenseen bei zunehmender Abnahme des Salzgehaltes der Kopepode Limnocalanus grimaldii mehr und mehr in die durch starke Wölbung des Vorderkopfes ausgezeichnete macrurus-Form überging.

Daß unter Umständen eine einmalige Wirkung extremer Lebenslagen den gleichen Effekt hervorrufen kann, wie eine durch viele Generationen wirkende mittlere Lebenslage, geht aus einem Versuche von Standfuß hervor. Unser Schwalbenschwanz (Papilio Machaon), und zwar dessen zweite (Juli-) Generation wird in Zürich als Puppe von einer Durchschnittstemperatur von 18,4° C getroffen, während eine östliche Varietät in Jerusalem im Juli bei einer Durchschnittstemperatur vom 24,5° fliegt. Wird nun die Züricher Form im Puppenstadium bei 37 bis 38° gezogen, so wird sie in die östliche Form verwandelt, dagegen ruft die Wirkung von 24,5° keine bemerkbaren Veränderungen hervor, offenbar weil eine mittlere Temperatur erst bei der Wirkung auf mehrere Generationen das Artplasma umzustimmen vermag[4]).

Sehr verschieden sind auch die Ergebnisse bei Einzelligen. Auch hier sind mehrere Typen zu unterscheiden. So lassen sich bei dem Infusor Paramaecium, abgesehen von nicht erblichen Modifikationen (z. B. durch Temperaturerhöhung herbeigeführten Größenschwankungen), zwei Formen von Abänderungen künstlich hervorrufen, nämlich „Dauermodifikationen", welche mehr äußerlicher

[1]) Semon 1912, S. 150.

[2]) H. Przibram, Arch. Entw.-Mech., Bd. 28, 1909.

[3]) Zeitschr. f. Ethnol., Bd. 45, 1913. Vgl. Amer. Anthrop., Vol. 14, 1912; Vol. 15, 1913.

[4]) Handbuch (s. Kap. 16, S. 162).

Art sind, vielleicht nur das Zellplasma berühren, trotzdem aber bei Rückkehr zu normalen Bedingungen nur sehr langsam, unter Umständen erst im Laufe von Hunderten von Teilungsschritten, abklingen, und ausgesprochen erbliche, auf Abänderungen der Erbanlagen beruhende und bei Rückkehr in die ursprünglichen Bedingungen konstant bleibende Mutationen (Jollos). Zu den Dauermodifikationen gehört die erworbene Giftfestigkeit von Paramaecium, welche durch allmähliche Gewöhnung an sonst unbedingt tödliche Konzentrationen von arseniger Säure (bis 5 Proz.) gewonnen wird, zu letzteren eine bei Wärmeversuchen entstandene Zwergform, die, im Gegensatz zu den vorigen, auch in Kulturen erhalten blieb, die nach Eintritt der Konjugation aus Exkonjuganten gezüchtet wurden. Die berühmt gewordenen Trypanosomenstämme Ehrlichs, welche die erworbene Arsenfestigkeit beibehielten, auch wenn sie jahrelang durch zahlreiche Mäuse hindurchgeführt wurden, sind wahrscheinlich keine Mutationen, sondern Dauermodifikationen [1]).

Die vielfach längere Zeit fortwirkenden Abänderungen, die bei Bakterien auf künstlichem Wege bezüglich der Fermentbildung (Gärvermögen), Farbstoffbildung, Agglutinierbarkeit, Virulenz u. a. erzielt worden sind, werden vielfach als wirkliche Mutationen angesehen, in welchem Falle die schließliche Rückkehr zum Ausgangstypus als Rückschlag (Rückmutation) bezeichnet wird. Von anderer Seite (Jollos) werden sie eben wegen der fast stets beobachteten „Rückschläge" als Dauermodifikationen betrachtet. Echte Mutationen von scheinbar absoluter Konstanz kommen aber auch bei Bakterien und Hefen vor. So entstehen beim Pneumoniebazillus infolge der Anhäufung von Stoffwechselprodukten, wie sie bei Wachstum in zusammenhängendem Rasen entstehen, konstant bleibende „Verlust"-Mutationen, indem die Gallerthülle oder „Kapsel" der Einzelindividuen verloren geht (Toenniessen), und bei einer Heferasse blieb der Verlust des Sporenbildungsvermögens 18 Jahre hindurch konstant [2]).

Literaturverzeichnis zu Kapitel 17.

Dürken 1919, s. Kap. 16, S. 162.
Ehrlich, P., Ü. d. neuesten Erg. auf d. Gebiete der Trypanosomenforschung. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg., Bd. 13, 1909.
Ekman, Sv., Artbildung b. d. Kopepodengattung Limnocalanus usw. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 11, 1914.
Hasebroek, K., Ü. d. Entst. des neuzeitlichen Melanismus d. Schmett. Zool. Jahrb. (Syst.), Bd. 37, 1914.
—, Ein neuer Nachweis für den Großstadt-Melanismus d. Schmett. Zool. Jahrb. (Allg.), Bd. 37, 1920.
Hertwig, O., 1911, s. Kap. 13, S. 168.

[1]) Jollos 1914, S. 22f.
[2]) E. Chr. Hansen, Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 15 und 18, 1905 und 1908.

Hertwig, O., Keimesschädigung durch chemische Eingriffe. Sb. Preuß. Ak. Wiss. 1913.
Jollos, V., Exp. Unters. an Infusorien. Biol. Centralbl., Bd. 33, 1913.
—, Variabilität u. Vererbung bei Mikroorganismen. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 12, 1914.
Klebs, G., Über erbl. Blütenanomalien beim Tabak. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 17, 1916.
Lenz, F., Ü. d. krankhaften Erbanlagen des Mannes usw. Jena 1912.
—, Ü. d. idioplasmat. Ursachen der phys. u. path. Sexualcharaktere des Menschen. Arch. Rass. u. Ges. Biol., 9. Jahrg., 1912 (1912a).
Nägeli 1884, s. Kap. 13, S. 131.
Semon 1912, s. Kap. 15, S. 149.
Toenniessen, E., Über Vererb. u. Variabil. der Bakterien usw. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 73, 1914.
Tower, J. A., An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Inst. Wash. Publ., 48, 1906.
Weismann 1883, 1892 (Keimpl.), s. Kap. 14, S. 139.
—, Äußere Einflüsse als Entwickelungsreize. Jena 1894.
— 1895, s. Kap. 16, S. 162.

Achtzehntes Kapitel.

Pfropfbastarde, Xenien, Telegonie.

In allen morphobiologischen Vererbungshypothesen, so insbesondere in den Pangenesishypothesen von Darwin und de Vries und in der Kontinuitätslehre Weismanns, ist auf einige Erscheinungen Bezug genommen worden, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit den typischen Vererbungsvorgängen erkennen lassen und zum Teil auch als Vererbungsprozesse in einem erweiterten Sinne des Wortes zu deuten sind. Es sind dies vor allem die Pfropfbastarde, die Xenien und Bizzarrien, sowie die Telegonie.

Man verstand bisher unter **Pfropfbastarden** im engsten Sinne des Wortes Adventivsprosse, die aus der Verwachsungszone eines Reises mit der Unterlage hervorgehen und sich in mancher Hinsicht wie sexuelle Kreuzungsprodukte der beiden zusammengepfropften Arten verhalten[1]). Als Beispiel wurde von vielen Forschern das berühmte Laburnum (Cytisus) Adami angesehen, eine 1825 zu Vitry bei Paris entstandene Laburnumform, deren Blüten in merkwürdiger Mischung die Charaktere des gelb blühenden Goldregens, Laburnum vulgare, und der purpur blühenden Cytisus purpurea in sich vereinigen[2]). Insbesondere treten neben hellgelben, purpurnen und schmutzig roten Blüten auch solche auf, die in zwei symmetrische Hälften, eine gelbe und eine purpurne geteilt sind.

Wie Laburnum Adami ist auch der Crataegomespilus Asnieresii von Bronvaux (einem Orte bei Metz) als Pfropfbastard in dem oben begrenzten Sinne gedeutet worden. Es ist dies eine interessante Mischform von Mispel (Mespilus germanica) und Weißdorn (Crataegus monogyna), welche sich an einem mehr als hundertjährigen Weißdornstamm in unmittelbarer Nähe der Stelle, wo auf ihn ein Mispelzweig aufgepfropft worden war, in Gestalt von mehreren Adventivtrieben gebildet hatte[3]).

Unter **Xenien** faßte man bisher nach dem Vorgang von Focke Abänderungen der normalen Gestalt oder Farbe zusammen, die außer-

[1]) Vgl. Baur 1910.

[2]) Vgl. Darwin 1868, I, S. 497; Weismann 1892, S. 445.

[3]) Vgl. Noll 1905; Strasburger 1907, S. 530 (Abbildungen bei Winkler 1909). Ein zweites Exemplar ist neuerdings in Saujon entstanden (Winkler 1909).

halb des Embryos an irgendwelchen Teilen des Samens oder des mütterlichen Organismus anscheinend durch die Einwirkung fremden Blütenstaubes hervorgebracht werden. In einigen Fällen steht tatsächlich fest, daß auf dem Wege der Bastardbefruchtung eine derartige Beeinflussung zustande kommen kann. So hat Correns für den Mais nachgewiesen, daß bei Bestäubung einer gelben Rasse mit dem Pollen einer blauen in der äußersten Endospermschicht (Aleuron- oder Kleberschicht) der Samenkörner die blaue Farbe der väterlichen Stammpflanze auftritt. In ähnlicher Weise ist von älteren Beobachtern angegeben worden, daß bei Erbsen auch die Samenschale, bei der Zuckererbse (Pisum arvense) und Orange die vom Fruchtknoten abstammenden Teile der Frucht (Hülse bzw. Fruchtfleisch) und beim Apfel sogar das den Fruchtknoten (Kerngehäuse = eigentliche Frucht) umwallende und das Fruchtfleisch bildende obere Ende der Blütenachse durch Fremdbestäubung in der Richtung der den Pollen liefernden Rasse oder Spezies modifiziert werden könne[1]).

Mischfrüchte von verschiedenem Aussehen sind namentlich von den Agrumi, d. h. den mediterranen Vertretern der Gattung Citrus bekannt, und ihre Träger werden als **Bizzarrien** bezeichnet[2]). Speziell für die Orange gibt Gallesio an, daß er durch Fremdbestäubung mit dem Pollen der Limone eine Frucht erhalten habe, deren Rinde innerhalb eines Sektors die Merkmale einer Limone aufwies, während der übrige Teil der Rinde und das Innere der Frucht nur der Orange glich. Am genauesten untersucht sind die auch jetzt noch existierenden Bizzarrien von Florenz, welche außer reinen Früchten der Pomeranze und der Florentiner Cedrate auch Mischfrüchte verschiedener Art aufweisen, unter anderen solche, deren Schale vollständig oder innerhalb bestimmter, vom Scheitel zum Stiel laufender Sektoren der Pomeranze angehört, während die übrige Schale und das ganze Fruchtfleisch die Charaktere der Cedrate trägt. Auch Mischungen von Orange und Limone und solche aus drei Citrusarten werden in der Literatur erwähnt.

Bezüglich der Entstehungsgeschichte der Bizzarrien gehen die Angaben auseinander. Die Orange-Limone-Bizzarria soll, wie erwähnt, nach Gallesio einen sexuellen Bastard darstellen[3]), während für die Florentiner Pomeranze-Cedrate-Bizzarria angegeben wird, daß sie aus Adventivsprossen hervorging, welche der Unterlage nach Absterben des Edelreises entsproßten[4]). Erstere würde also den Xenien, letztere den Pfropfbastarden anzureihen sein.

Ein zoologisches Gegenstück würden die Beobachtungen von A. von Tschermak bilden, der bei der Kreuzung von Kanarien-

[1]) Vgl. Darwin 1868, I, S. 511.

[2]) Vgl. Strasburger 1904, S. 56; 1907, S. 538.

[3]) Gallesio, Traité du Citrus 1811; vgl. Darwin, Var., I, S. 514; Strasburger 1907, S. 544.

[4]) Nach Pietro Nati 1674 und Gallesio 1811; vgl. Strasburger 1907, S. 539.

hennen mit männlichen Wildvögeln (Gierlitz, Stieglitz usw.) einen Einfluß der väterlichen Spezies auf die Zeichnung der Eier beobachten zu können glaubt und eine Mitbestimmung der Pigmentverteilung in der Eischale durch den befruchteten Keim (intraovale Xenienreaktion) oder eine Umstimmung der Tätigkeit der uterinen Sekretstätten durch das fremde Sperma (extraovale X.) für möglich hält[1]).

Als eine weitere Stufe der Xenienbildung sind die als Infektion des Keimes oder nach Weismanns Vorschlag als **Telegonie** (Fernzeugung) bezeichneten Fälle zu betrachten, in denen anscheinend die Begattung eines Weibchens mit einem ersten Männchen von Einfluß ist auf die Beschaffenheit derjenigen Nachkommen, die aus der Paarung desselben Weibchens mit einem zweiten Männchen hervorgehen. Am bekanntesten ist folgender schon von Darwin erwähnte Fall[2]). Eine kastanienbraune arabische Stute des Lord Morton wurde zuerst von einem Quaggahengst belegt und erzeugte mit diesem einen Bastard, danach wurde sie mit einem arabischen Rapphengst zusammengebracht und warf zwei Füllen, welche graubraun (dun) und an den Beinen, eines von ihnen auch am Hals, deutlich gestreift waren. Außerdem besaßen sie die kurze, steil aufrecht stehende Mähne des Quaggas. Außer diesem Vorkommnis, welches auch Darwin für ein unzweifelhaftes Beispiel von Telegonie ansah, sind namentlich von Tierzüchtern zahlreiche andere Fälle angegeben worden, in denen ein Einfluß des ersten Männchens auf die später von derselben Mutter mit anderen Männchen erzeugten Nachkommen hervorzutreten schien[3]).

Die Untersuchungen der letzten Jahre haben bezüglich mancher der hier aufgezählten Vorkommnisse Aufklärung gebracht, und zwar haben zunächst diejenigen Xenien eine Erledigung gefunden, in denen es sich ausschließlich um eine Beeinflussung des Endosperms handelt, wie dies z. B. bei manchen Maiskreuzungen der Fall ist. Es haben nämlich Nawaschin und Guignard zuerst bei den Lilien den Nachweis geführt, daß beide generative Kerne des Pollenschlauches in den Embryosack schlüpfen (S. 75, Fig. 47), und daß der eine mit dem Eikern (*oo*), der andere mit dem durch Vereinigung der beiden Pollenkerne (*ps*, *pi*) entstandenen sekundären Embryosackkern die Kopulation ausführt. Von dem so entstandenen dreifachen Kern stammen aber die Endospermkerne ab, und da also die Substanz der letzteren zum Teil auf diejenige des einen generativen Pollenkerns zurückzuführen ist, so ist ein Einfluß der väterlichen Rasse auf das

---

[1]) Nach Angaben älterer Autoren (W. von Nathusius) sollen Hennen von weißschaligen Rassen nach der Begattung mit einem Cochinchinahahn gelbe Eier legen, und Holdefleiß (Ber. phys. Lab. landw. Inst. Halle 1911) fand, daß die tiefbraune Eifarbe der Plymouth Rocks bei Kreuzung mit Italienern aufgehellt wird. Ähnliche Beobachtungen machte Goldschmidt (Zeitschr. ind. Abst., Bd. 9, 1913, S. 190) bei Entenkreuzungen.

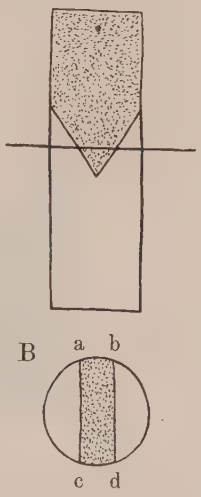
[2]) Darwin, Var., I, S. 520; vgl. auch Weismann 1892, S. 504ff.

[3]) Vgl. Darwin, Var., I, S. 520, Anm. 138.

Endosperm ohne weiteres zu verstehen. Nun ist allerdings gerade für den Mais diese sogenannte doppelte Befruchtung noch nicht nachgewiesen worden, aber da die letztere außer bei den Lilien auch noch bei einer Reihe von anderen Phanerogamen beobachtet ist, so wird man mit Correns die Maisxenien in der Weise zu erklären haben, daß durch die Vereinigung des zweiten generativen Pollenkerns mit dem sekundären Embryosackkern ein Bastard-Endosperm entstanden ist, und man wird also Vorkommnisse dieser Art als echte Vererbungsvorgänge bezeichnen müssen.

Auch das Problem der Pfropfbastarde ist in den letzten Jahren beinahe restlos gelöst worden. Zunächst ist es Winkler mittels zielbewußter, an Tomate (Solanum lycopersicum) und Nachtschatten (S. nigrum) ausgeführter Experimente als erstem gelungen, willkürlich Pfropfbastarde in dem früher begrenzten Sinne zu erzeugen, d. h. aus der Verwachsungszone zweier Pfropflinge bastardähnliche Mittelbildungen als Adventivsprosse entstehen zu lassen. Der Versuch bestand im wesentlichen im folgenden: Wenn eine junge Pflanze der Tomate dekapitiert und gleichzeitig die Achselknospen der Stengelblätter entfernt werden, so daß ein Ersatz des verlorenen Haupttriebes durch Austreiben der Achselknospen verhindert wird, so kommen aus dem die Schnittfläche kappenförmig überziehenden Regenerationsgewebe oder Callus Adventivsprossen in großer Zahl hervor. Wird aber durch Keilpfropfung ein Trieb vom Nachtschatten aufgesetzt und abermals dekapitiert (Fig. 84, A), so daß die apikale Schnittfläche zum Teil aus Geweben der Unterlage, zum Teil aus solchen des Reises besteht, so kann durch geeignete Methoden bewirkt werden, daß nur an den Stellen $a—c$, $b—d$ (Fig. 84, B), wo die Gewebe von Unterlage und Reis unmittelbar aneinanderstoßen, Adventivsprosse entstehen. Auf diese Weise erhielt nun Winkler eine Anzahl von Adventivsprossen, deren Blätter, Blütenteile und Früchte die Merkmale der Tomate und des Nachtschattens in sich vereinigten, also ihrer Entstehung und Beschaffenheit nach tatsächlich als Pfropfbastarde im früher angegebenen Sinne zu betrachten sind. Die erste der so erzeugten, mit dem zunächst theoretisch voraussetzungslosen Namen Chimären bezeichneten Mischformen wurde Solanum tubingense genannt, andere wurden als S. Koelreuterianum, proteus und Gärtnerianum bezeichnet.

A Fig. 84.



Erzeugung von Pfropfbastarden. Nach Winkler.

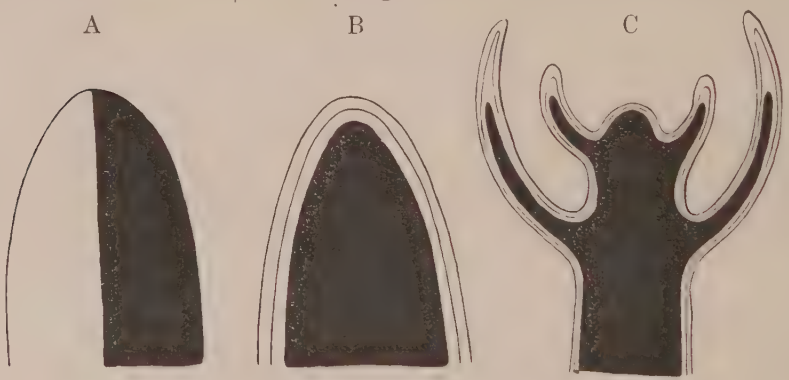
Durch diese Experimente wurde nun aufs neue die Frage nach dem eigentlichen Wesen der Pfropfbastarde aufgerollt. Es war früher[1])

[1]) Vgl. Strasburger 1884, S. 169, und Weismann 1892, S. 447.

speziell für Laburnum Adami vielfach angenommen worden, daß an der Veredelungsstelle abnormerweise eine Zelle des Edelreises und eine solche der Unterlage miteinander verschmolzen und also eine Kopulation zwischen zwei vegetativen Kernen zustande gekommen sei. Gegen diese Annahme hat aber Strasburger aus zellgeschichtlichen Gründen[1]) Einwände erhoben und ist der Ansicht von de Vries[2]) beigetreten, daß Laburnum Adami überhaupt keinen Pfropfbastard, sondern einen geschlechtlich entstandenen Bastard darstelle, dessen Eigentümlichkeiten durch „vegetative Merkmalspaltungen", das heißt durch Trennung der im Bastard verbundenen Anlagen während der vegetativen Zellteilungen zustande gekommen seien.

Diese wohl endgültige Ansicht über die Pfropfbastarde ergab sich aus Beobachtungen, die von Baur an panaschierten (partiell-albino-

Fig. 85.



Schema für Sektorial- (A) und Periklinalchimären (B, C). Nach Baur.

tischen) Pelargonien gemacht wurden. Bei der Kreuzung grüner und weißrandiger Rassen entstehen unter anderen grünweiß marmorierte Pflanzen, deren Vegetationspunkte vielfach eine Mischung von weißen und grünen Zellen enthalten. Insbesondere können Vegetationskegel auftreten, die aus einzelnen weißen und grünen Sektoren zusammengesetzt sind (Fig. 85, A), und solche, bei denen die zwei peripheren Zellagen aus weißen, die inneren Schichten aus grünen Zellen bestehen, die also eine periklinale Schichtung aufweisen (Fig. 85, B). In ersterem Falle werden solche Blätter, die an der Grenze zwischen einem weißen und grünen Sektor entstehen, eine weiße und eine grüne Hälfte besitzen, aus Vegetationskegeln der letzteren Art da-

[1]) Vgl. Strasburger 1905 (s. Kap. 8), S. 88. Vor allem fand Strasburger, daß Laburnum Adami die gleiche Chromosomenzahl aufweist, wie die beiden Stammformen, während im Falle einer Kernverschmelzung die doppelte Zahl zu erwarten wäre.

[2]) 1903, Bd. 2, S. 676.

gegen bilden sich Blätter, bei denen die äußersten beiden Zellschichten und ebenso der dünne, nur aus wenigen Zellschichten bestehende Blattrand weiß ist (Fig. 85, C). Erstere sind von Baur, indem er den Ausdruck „Chimären" in etwas verändertem Sinne verwandte, als Sektorial-, letztere als Periklinalchimären bezeichnet worden. Eine dritte Form würden die Hyperchimären Strasburgers sein, bei denen die Vegetationspunkte mosaikartig aus Zellen beider Elternarten zusammengesetzt sind.

Im Hinblick auf diese Befunde ergab sich nun die Auffassung, daß die „Pfropfbastarde" Solanum tubingense, Laburnum Adami und Crataegomespilus Organismen sind, „bei denen artreine Zellen von beiden Pfropfkomponenten ohne Verschmelzung zu gemeinsamem Aufbau eines neuen Individuums zusammengetreten sind" (Winkler)[1], also entwickelungsgeschichtlich den Chimären im Sinne Baurs entsprechen. Speziell S. tubingense stellt danach eine Periklinalchimäre dar, deren Haut von der Tomate und deren Inneres vom Nachtschatten stammt, während bei S. Koelreuterianum der Nachtschatten die Epidermis, die Tomate den Gewebskern lieferte. Bestätigt wurde diese Auffassung dadurch, daß bei S. tubingense in den Zellen der äußersten Schicht die Chromosomenzahl der Tomate (24), in allen inneren Schichten die des Nachtschattens (72), bei S. Koelreuterianum die umgekehrten Zahlen festgestellt werden konnten[2].

In ähnlicher Weise sind auch Laburnum Adami und Crataegomespilus als Periklinalchimären zu betrachten. Bei ersterem ist die Chromosomenzahl nicht zur näheren Analyse zu verwenden, da sie bei den Stammformen die nämliche ist, aber genauere anatomische Untersuchungen[3] haben die Auffassung vollkommen bestätigt, daß die Epidermis dem Cytisus purpureus entlehnt ist, während die inneren Teile, zum Teil allerdings durch C. purpureus beeinflußt, zu Laburnum gehören.

Bezüglich der Bizzarrien hat Strasburger[4] die Ansicht ausgesprochen, daß es sich ebenfalls um Chimären handelt, eine Auffassung, für welche die oben erwähnten Angaben über die Entstehung der Florentiner Bizzarria sprechen dürften. Man wird aber doch vielleicht sich vor einer frühzeitigen Verallgemeinerung hüten müssen, denn die Behauptung Gallesios, daß er eine Orangen-Limonen-Bizzarria durch Bastardierung erzeugt habe, darf doch nicht ohne weiteres bezweifelt werden. Ein hierher gehöriger Fall soll kurz erwähnt werden. In einem Pfarrgarten im Württembergischen Schwarzwald stehen nebeneinander ein Rosenapfel- und ein Goldparmänenbaum.

---

[1]) Vgl. Baur 1909a, 1910; Strasburger 1909; Winkler 1910.

[2]) Winkler 1911. Vgl. auch 1909a und 1910.

[3]) Vgl. Macfarlane, Trans. R. Soc. Edinb., Vol. 37, 1895; J. Buder, Ber. D. Bot. Ges., Bd. 28, 1911, u. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 5, 1911; H. H. Janssonius u. J. W. Moll, Rec. Trav. bot. Néerl., Vol. 11, 1911.

[4]) 1909, S. 525.

Im Jahre 1906 trug letzterer neben den normalen Goldparmänefrüchten einen Apfel mit einem Rosenapfelsektor, und 1910 einen kleinen Apfel, welcher äußerlich vollkommen die dunkelrote Farbe und den fettigen Glanz der Rosenäpfel zeigte, im Inneren aber im Gegensatz zu letzteren rein weiß war. Hier liegt doch die Vermutung nahe, daß eine zufällige Bastardierung und also eine Einwirkung des Pollens auf die mütterlichen Gewebe stattfand[1]).

So wird man also angesichts der bestimmten Angaben verschiedener Autoren[2]) immer noch die Möglichkeit offen halten müssen, daß es neben der Bastard-Endospermbildung mit den Chimären doch auch noch Xenien im ursprünglichen Sinne Fockes gibt, und daß durch den Pollen bald die Samenschale (Erbse), bald die Derivate des Fruchtknotens (Hülse der Zuckererbse und Fruchtfleisch der Orange), bald sogar die vom oberen Ende der Blütenachse abstammende Scheinfrucht (Apfel) beeinflußt werden können.

Angesichts der großen Bedeutung, welche neueren Erfahrungen zufolge die inneren Sekrete (Hormone) für die Beziehungen zwischen den verschiedenen Organen des Körpers haben, könnte man sich im Falle der Xenien- und Bizzarrienbildung die Beeinflussung des mütterlichen Körpers durch die väterlichen Fortpflanzungselemente etwa in der Weise denken, daß von dem befruchteten Keime aus irgendwelche Substanzen an die mütterlichen Gewebe abgegeben werden, und daß auf diese Weise eine Umstimmung der letzteren, eine Erweckung latenter Potenzen nach Art der Transversionen herbeigeführt wird, in ähnlicher Weise, wie ein Fremdkern das Cytoplasma umzustimmen vermag[3]).

Das Gegenstück zu der Frage, ob die männlichen Fortpflanzungselemente auch außerhalb des Embryos spezifische Wirkungen ausüben können (Xenien [zum Teil], Bizzarrien, Telegonie), bildet das besonders durch die Weismannsche Kontinuitätslehre und deren Konsequenzen in den Vordergrund gerückte Problem, inwieweit und in welcher Weise das Soma auf die Keimzellen einen spezifischen Einfluß auszuüben vermag.

Zur Lösung dieser Frage wurden Transplantationen von Eierstöcken in rassen- und artfremde Muttertiere ausgeführt und untersucht, ob das Soma der „Tragamme“ die Vererbungsrichtung der Eier beeinflußt.

---

[1]) Viel seltener als sektorial geteilte Mischfrüchte sind solche, bei denen die proximale und distale Hälfte verschieden sind, so die von Castle (Journ. of Hered., Vol. 5, 1914) beschriebenen Äpfel, die in der äußeren Hälfte den Charakter der Boston Stripe-, am Stammende den der Russeläpfel zeigten. Die Entstehungsweise ist unsicher.

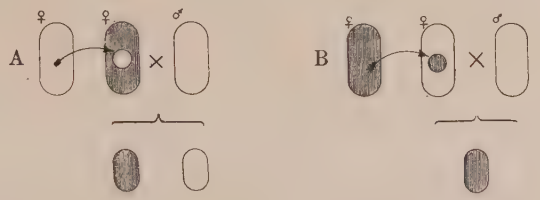
[2]) Vgl. Darwin 1868, I, S. 511.

[3]) Vgl. Kap. 13, S. 130. Das seltene Vorkommen von Bizzarrien weist darauf hin, daß in diesem Falle noch besondere Bedingungen (individuelle Dispositionen, physiologische Zustände usw.) hinzutreten müssen.

Die ersten Versuche schienen eine positive Antwort zu geben. Magnus[1]) implantiert das Ovarium eines albinotischen Kaninchens in ein schwarzes ♀ und erhielt nach Begattung durch ein weißes ♂ weiße und schwarze Junge (Fig. 86, Schema A), und bei entsprechenden Versuchen, welche Guthrie mit weißen und schwarzen Hühnerrassen vornahm, wurden teils weiße, teils schwarz und weiß gefleckte Nachkommen erzielt. Auch wenn der Eierstock eines schwarzen Huhns in eine weiße Henne gebracht wurde, entstanden nach Begattung mit einem schwarzen Hahn gefleckte Nachkommen. Zwei Einwände ließen sich gegen diese ersten Versuche erheben: die Möglichkeit, daß die Ovarien der Tragamme nicht vollständig exstirpiert waren und sich regeneriert hatten, daß also die Nachkommen echte Junge der Tragamme waren, und ferner die Möglichkeit, daß die Rassen unrein waren.

Spätere Untersuchungen haben diese Fehlerquellen berücksichtigt, aber nur Kammerer ist beim Feuersalamander noch zu positiven

Fig. 86.



Transplantationsversuche A bei Kaninchen, B bei Meerschweinchen.

Ergebnissen gelangt. Wurde nämlich der Eierstock eines unregelmäßig gefleckten ♀ in ein ♀ übergeführt, welches durch Haltung auf gelber Lehmerde die Längsstreifung der var. taeniata angenommen hatte, so wurden nach Paarung mit einem gefleckten ♂ Mittelformen, nämlich Junge mit regelmäßigen Fleckenreihen erzielt. Da es sich hier aber um Mittelformen zweier Ausgangsrassen handelt, die beide in hohem Maße modifizierbar sind (s. S. 155), so dürften auch diese Ergebnisse nicht ganz einwandfrei sein[2]).

Negativ fielen eine Reihe von Versuchen aus, welche Castle und Philipps[3]) mit Meerschweinchen anstellten. So erhielten sie, als sie das Ovarium eines schwarzen Tieres in ein weißes ♀ implantierten und dieses mit einem weißen ♂ paarten, ausschließlich schwarze Junge (Fig. 86, B), die nur einige rote Haare und zum Teil auch weiße Abzeichen an den Pfoten — beides nachweisbar ein Erbgut der väterlichen Familie — aufwiesen. Ebenso zeigten Harms bei Regenwürmern, die verschiedenen Gattungen angehörten, sowie bei Wasser-

[1]) V. Magnus, Norsk. Magazin Laegevidenskab, No. 9. Kristiania 1907.

[2]) Zur Kritik der Kammererschen Versuche vgl. Klatt 1919, S. 41 ff.

[3]) Auf die genauere Beschreibung dieser Versuche, bei welchen das „mendelnde" Verhalten der einzelnen Merkmale in Frage kommt, kann hier nicht eingegangen werden.

salamandern (Triton cristatus und alpestris), und Klatt bei verschiedenen Farbenrassen des Schwammspinners (Lymantria dispar), daß die Erbanlagen derjenigen Form, deren Ovar zur Transplantation benutzt wurde, von der Tragamme nicht beeinflußt wurden. Nur leicht modifizierbare Merkmale, wie die Eigröße der Wassersalamander und die Wüchsigkeit der Schwammspinnerraupen wurden durch den Stoffwechsel der Pflegemutter abgeändert, ähnlich wie bei Pflanzen das Pfropfreis durch die Unterlage in nicht-erblicher Weise modifiziert werden kann.

Bei Enten ist eine Abtötung des Ovars mit Formalin und also eine vollkommene „Kastration" möglich. Da sich aber auch das implantierte Ovarium zurückbildet, so werden keine Nachkommen erzeugt und die Enten erhalten, da die auf die Entwickelung der sekundären Geschlechtscharaktere wirkende innere Sekretion der weiblichen Keimdrüsen wegfällt, schon nach der ersten Mauser Erpelbefiederung [1]).

Alles in allem dürfte es unwahrscheinlich sein, daß eine spezifische Beinflussung der in den Keimzellen enthaltenen Rassen- und Artanlagen durch das Soma der Nährmutter stattfinden kann.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 18.

Baur, E., Das Wesen u. die Erblichkeitsverhältn. der „Varietates albomarginatae hort." v. Pelargonium zonale. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 1, 1909.
—, Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 27, 1909.
—, Pfropfbastarde. Biol. Centralbl., Bd. 30, 1910.
Castle, W. E., und Philipps, J. C., On germinal transplantation in vertebrates. Carn. Inst. Wash. Publ. 1911 (vgl. Science, N. S., Vol. 30, 1909).
Correns, C., Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 17, 1899.
—, Über Bastarde zwischen Rassen von Zea Mays usw. Ebenda, Bd. 19, 1901.
Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übers. von J. V. Carus. Stuttgart 1868.
Focke, W. O., Die Pflanzen-Mischlinge. Berlin 1881.
Guthrie, C. C., Further Results of Transplantation of Ovaries in Chickens. Journ. Exp. Zool., Vol. 5, 1908 (vgl. Ann. Rep. Am. Breeders Ass., Vol. 6, 1911).
Harms, W., Überpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. I. u. II. Arch. Entw.-Mech., Bd. 34, 1912, und Bd. 35, 1913.
Kammerer, P., 1913, s. Kap. 16, S. 162.
Klatt, B., Keimdrüsentransplantation beim Schwammspinner. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 22, 1919.
Noll, F., Die Pfropfbastarde von Bronvaux. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk., 1905.
Strasburger, E., 1884, s. Kap. 13, S. 132.
—, Streifzüge an der Riviera. 2. Aufl. Jena 1904.
—, Über die Individualität der Chromos. u. die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 44, 1907.
—, Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 27, 1909.

---

[1]) R. Kaltenbach, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 17, 1917, S. 251.

Tschermak, A. von, Über Veränderung der Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Pflüg. Arch., Bd. 148, 1912.
Vries, H. de, Die Mutationstheorie, Bd. 2, Leipzig 1903.
Weismann, A., Das Keimplasma. Jena 1892.
Winkler, H., Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 25, 1907.
—, Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ebenda, Bd. 26a, 1908.
—, Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. Bot., 1. Jahrg., 1909.
—, Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde usw. Ebenda, 2. Jahrg., 1909 (1909a).
—, Über das Wesen der Pfropfbastarde. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 28, 1910.
—, Über Pfropfbastarde. Verh. Ges. D. Naturf. u. Ärzte. Leipzig 1911.
—, Unters. ü. Pfropfbastarde. I. Jena 1912.
—, Transplantation, Pfropfung, Pfropfbastarde. Hdwb. Nat., Bd. 10, 1913.
—, Die Chimärenforschung als Methode d. exp. Biol. Sb. Phys.-med. Ges. Würzb. 1913.
—, Ü. d. exp. Erzeugung von Pflanzen mit abweich. Chromosomenzahlen. Zeitschr. Bot., 8. Jahrg., 1916.

Neunzehntes Kapitel.

Weiterer Ausbau der Weismannschen Vererbungslehre[1]).

a) Lehre von der Amphimixis.

Durch die Ablehnung der Lamarckschen Auffassung, wonach die Artumwandlung im wesentlichen durch Vererbung somatogener Abänderungen bewirkt wird, wurde Weismann zunächst dazu geführt, eine andere Quelle für die Variationen, d. h. für die äußeren Verschiedenheiten der Individuen und Rassen anzunehmen. Er sah diese Quelle im Befruchtungsprozeß.

Gegenüber der alten Anschauung, daß der Befruchtungsprozeß der Vielzelligen in erster Linie in der mechanischen Auslösung der Eientwickelung oder, wie H. Spencer, Ed. van Beneden, V. Hensen u. a. sich ausdrückten, in der Verjüngung oder Belebung des Keimes gelegen sei[2]), konnte vor allem die weite Verbreitung der Parthenogenesis geltend gemacht und insbesondere auf das Vorkommen von Organismen mit rein asexueller Vermehrung hingewiesen werden. So sind der Muschelkrebs Cypris reptans[3]), einige Wasserflöhe der großen Alpenseen[4]) und Rädertiere (Bdelloiden)[5]), sowie wahrscheinlich auch verschiedene Gallwespen)[6]) rein parthenogenetische Formen. Hierzu kommen mehrere Pflanzen mit dauernd parthenogenetischer (Chara crinita, nördliche Form; Alchemilla, Taraxacum)[7]) und dauernd vegetativer Vermehrung (Poa alpina und Pyramidenpappel). Auch die Anschauung von Maupas, wonach die Konjugation der Einzelligen, das zweifellose Homologon der Befruchtung, einen Verjüngungsvorgang darstelle, steht mit einer Reihe von Tatsachen im Widerspruch: es seien nur die Hemmung der Gesamtvermehrung der Infusorien bei Eintritt in die Konjugationsperiode,

---

[1]) Vgl. auch Gaupp 1907 (besonders für historisch interessierte Leser empfehlenswert).

[2]) Vgl. Weismann 1886 (Aufsätze, S. 343), 1891 (ebenda, S. 792), 1904, I, S. 266.

[3]) Weismann 1891 (Aufsätze, S. 796), 1904, I, S. 267.

[4]) Bosmina und Daphnia longispina. Vgl. Woltereck, Verh. D. Zool. Ges. 1909.

[5]) A. Lange, Intern. Revue Hydrobiol. 1913.

[6]) So nach Beyerinck und Adler wahrscheinlich Rhodites rosae und orthospinae. Vgl. Schleip, Zool. Anz. 1909.

[7]) Siehe oben S. 91.

der Dauerzustand vieler durch die Konjugation gebildeten Zygoten und die Erscheinung der Autogamie (S. 76, 102) genannt. Vor allem sind die Beobachtungen bei Paramaecien, z. B. von Woodruff, der bei einem Stamm im Verlauf von 2000 Generationen keinen Kopulationsakt beobachtet hat, mit der Theorie schwer vereinbar[1]).

Die Befruchtung würde also ein von der Fortpflanzung, d. h. der Produktion neuer Individuen, unabhängiger Prozeß sein[2]), und ihre Hauptbedeutung kann speziell bei Vielzelligen nicht in der Auslösung der Entwickelung liegen, vielmehr ist als solche nach Weismann die Vermischung zweier individuell verschiedener Vererbungstendenzen, die Amphimixis, anzusehen.

Die Bedeutung der Amphimixis kann nun ihrerseits nach verschiedenen Richtungen hin gesucht werden[3]). Entweder könnte der Zweck dieses Vorganges im Ausgleich von Störungen, in der Unterdrückung weniger günstiger Variationen durch Einführung „frischen Blutes", also in der Erhaltung der Artkonstanz, gelegen sein, oder es könnte sich um die von der Selektionstheorie geforderte Akkumulierung und Stärkung günstiger Anlagen, oder endlich um eine immer wiederholte Entstehung neuer Anlagekombinationen handeln. Weismann nimmt nun an, daß die Hauptbedeutung der Amphimixis und damit überhaupt der sexuellen oder amphigonen (zweielterlichen) Fortpflanzung in der letztgenannten Richtung liegt. Die Amphimixis ist nach ihm die Hauptquelle der erblichen Variationen, sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittels dessen die Selektion neue Arten hervorbringt. Dies ist allerdings nicht so zu verstehen, daß die Amphimixis die eigentliche Wurzel der den äußerlich sichtbaren Abänderungen zugrunde liegenden Keimplasmavariationen ist, vielmehr entstehen diese, wie wir gesehen haben (s. Kap. 17), auch nach Weismanns Ansicht zum großen Teil unter der direkten Wirkung der Lebensbedingungen. Die Wirkung der Befruchtung und damit der amphigonen Fortpflanzung kann also nur darin bestehen, daß zu Beginn jeder Generation eine Neukombination der Vererbungssubstanzen oder Keimplasmen und damit der Anlagen stattfindet, und zwar wird nach Weismann diese Wirkung unterstützt durch den von ihm postulierten Vorgang der Reduktionsteilung.

---

[1]) Arch. Prot., Bd. 21, 1911. Ähnliches fand H. S. Jennings (Journ. Exp. Zool., Vol. 9, 1910), der, wie Weismann, als Wirkung der Konjugation die Vergrößerung der Variabilität ansieht (1913, S. 378; vgl. hierzu V. Jollos, Arch. Prot., Bd. 30, 1913). G. N. Calkins und L. H. Gregory (Journ. Exp. Zool., Vol. 15, 1913) kamen bei demselben Objekt zu dem Ergebnis, daß Konjugation die Vitalität vermehre.

[2]) Vgl. auch Klebs 1896.

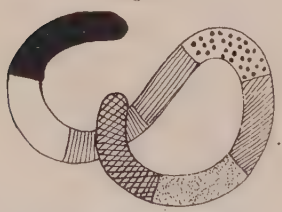
[3]) Die ursprüngliche Bedeutung bei Einzelligen mag in der Unterhaltung des Stoffwechsels bei Nahrungsmangel bestanden haben. Vgl. F. Lenz, Arch. Rass. u. Ges. Biol., 9. Jahrg., 1912, S. 38.

b) Reduktion der Ahnenplasmen und Postulat der Reduktionsteilung.

Eine der Grundvoraussetzungen, von welcher Weismann in seiner Theorie ausgeht, ist die Annahme, daß in der Erbmasse eines Individuums, in seiner Vererbungssubstanz, die väterlichen und mütterlichen (je die Anlagen sämtlicher Charaktere und Organe enthaltenden) Anteile getrennt bleiben, eine Anschauung, welche in gewissem Sinne durch die Beobachtungen über die Autonomie der Gonomeren (S. 73) bestätigt wird.

Wenn man sich nun vorstellt, daß in irgend einem befruchteten Ei und in sämtlichen Zellen des daraus hervorgehenden Organismus diese Anlagenkomplexe zunächst zweimal enthalten seien und daß eine Keimzelle dieses Organismus durch eine fremde Keimzelle befruchtet wird, so würden im Keim zweimal zwei Anlagenkomplexe zusammenkommen, und in ähnlicher Weise müßte sich offenbar ihre Zahl von Generation zu Generation bei jedem Befruchtungsakt verdoppeln. Es werden also in der Vererbungssubstanz jedes der Nachkommen nicht nur zwei, sondern eine größere Anzahl von selbständigen, von verschiedenen Ahnen herrührenden Anlagenkomplexen oder, wie Weismann sagt, von Ahnenplasmen oder Iden enthalten sein.

Fig. 87.



Idant (Chromosom) mit linear aneinandergereihten Iden. Nach Weismann.

Diese Annahme würde nun aber offenbar zu ungeheuerlichen Konsequenzen führen, d. h. es würde in den einzelnen Individuen eine übermäßige Anhäufung von selbständigen Vererbungstendenzen stattfinden. Auf Grund theoretischer Erwägungen kommt also Weismann schließlich zu der Vorstellung, daß diese Verdoppelung der Zahl der Vererbungseinheiten oder Ahnenplasmen durch eine in jeder Generation sich wiederholende Reduktion ihrer Zahl auf die Hälfte aufgehoben werden muß, und ferner, daß diese Zahlenreduktion bei den Reifungsteilungen, im weiblichen Geschlecht also bei der Bildung der Richtungskörper vor sich gehen müsse[1]). So kam als ein Schritt von nachhaltiger theoretischer Wirkung die engere Verbindung der Ahnenplasmenhypothese mit den Ergebnissen der Keimzellen- und Kernteilungsforschung zustande.

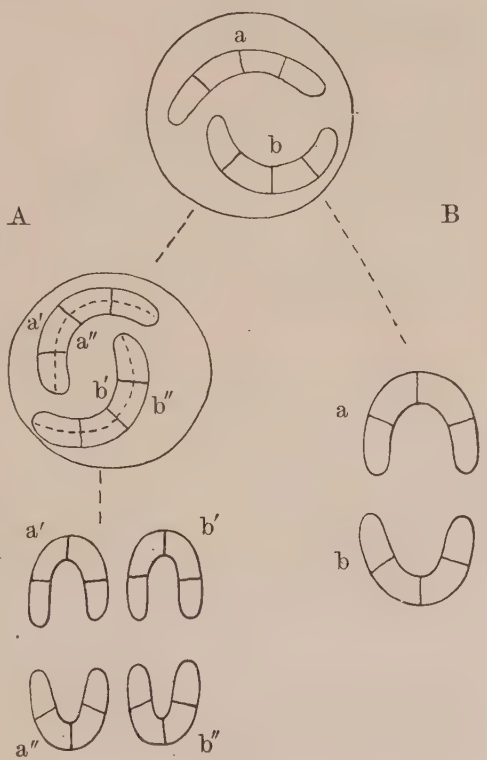
Wie schon früher (S. 122) gezeigt wurde, war Weismann, ebenso wie O. Hertwig und Strasburger, zu der Auffassung gelangt, daß die Kernsubstanz der Keimzellen das materielle Substrat der Vererbungstendenzen darstelle, und daß insbesondere die bei der Kernteilung hervortretenden Chromosomen oder Kernschleifen als die eigentlichen Vererbungsträger anzusehen seien. Im speziellen

[1]) Vgl. Weismann 1887 (Aufsätze, S. 425, 429).

dachte sich Weismann, daß die Ahnenplasmen oder Ide, also die kleinsten, jeweils sämtliche Organanlagen in sich enthaltenden, nicht mehr teilbaren, unter sich verschiedenen Einheiten der Vererbungssubstanz, in den Chromosomen linear aneinandergereiht sind (Fig. 87). Die Chromosomen oder, wie Weismann sagt, die Idanten stellen also Komplexe von „individuell" verschiedenen Ahnenplasmen dar.

Bei der gewöhnlichen Kernteilung, der Äquationsteilung, werden bei der Längsspaltung der Chromosomen gleichzeitig auch die linear aneinandergereihten Ahnenplasmen halbiert (Fig. 88, A), und es geht also jede der verschiedenen Qualitäten, die in jedem der individuell verschiedenen Ahnenplasmen enthalten sind, auch auf jeden der beiden Tochterkerne über[1]). Wenn aber die postulierte Halbierung in der Zahl der Ahnenplasmen stattfinden soll, so muß es nach Weismann noch einen anderen Kernteilungsmodus, eine **Reduktionsteilung,** geben[2]). Diese soll darin bestehen, daß die einzelnen Chromosomen vor der Kernteilung nicht der Länge nach gespalten, also ihrer Zahl nach nicht erst verdoppelt werden, sondern sich ungespalten auf die beiden Tochterkerne verteilen (Fig. 88, B). Dann würde jeder der letzteren die Hälfte der Gesamtzahl der Ahnenplasmen enthalten.

Fig. 88.



Schema der Äquations- (A) und Reduktionsteilung (B).

Nun hatten einige Beobachtungen ergeben, daß bei den parthenogenetischen Eiern mancher Tiere die zweite Reifungsteilung in Wegfall kommt[3]). Auf der anderen Seite war zu erwarten, daß bei parthenogenetischen Eiern keine Reduktionsteilung stattfindet, weil

[1]) Vgl. Roux 1884. Siehe oben S. 119.

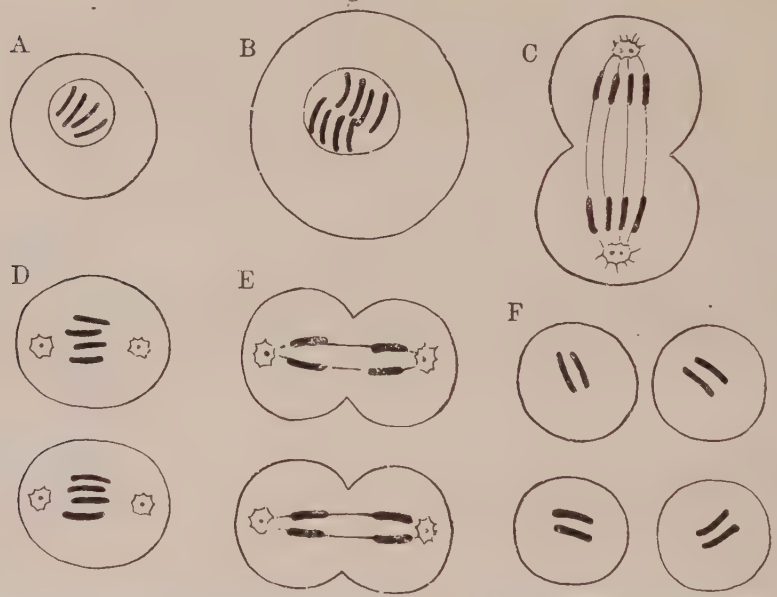
[2]) Weismann 1887 (Aufsätze, S. 431).

[3]) Von Weismann und Ishikawa wurde dies zuerst für Daphniden, von Blochmann für Rotarien nachgewiesen. Vgl. S. 59.

es ja hier infolge Ausbleibens der Befruchtung auch nicht zu einer amphimiktischen Verdoppelung der Chromosomenzahl kommt, und so lag der Schluß nahe, daß bei der amphigonen Fortpflanzung die theoretisch postulierte Reduktionsteilung durch die zweite Reifungsteilung dargestellt werde[1]).

Die von Weismann theoretisch erschlossene Reduktionsteilung ist, wenn auch nicht in der ursprünglich gedachten einfachen Form, tatsächlich als eine bei Einzelligen und Vielzelligen wahrscheinlich allgemein verbreitete Erscheinung aufgefunden

Fig. 89.



Schema der Samenreife bei Ascaris. Frei nach O. Hertwig aus Weismann.

A Ursamenzelle (Spermatogonie). B Samenmutterzelle (Spermatocyte I. O.). C Erste Reifungsteilung. D Samentochterzelle (Spermatocyte II. O.). E Zweite Reifungsteilung. F Samenenkelzellen (Spermatiden).

worden, und so stehen wir hier vor dem in den biologischen Wissenschaften ganz ungewöhnlichen Fall, daß, ähnlich wie die berühmten Prophezeiungen der Astronomie und Chemie, eine aus anderen Beobachtungen theoretisch abgeleitete, sehr spezialisierte Voraussage in glänzender Weise in Erfüllung gegangen ist.

Die hier in Betracht kommenden Befunde, welche für die ganze weitere Entwickelung der Vererbungstheorie eine große Bedeutung erlangt haben, sollen in späteren Kapiteln (32 u. 33) genauer behandelt werden. Hier sei nur bemerkt, daß sich Weismann zunächst auf die Beobachtungen am Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala) stützen

[1]) Weismann 1887 (Aufsätze, S. 434).

konnte, bei welchem durch Boveri und O. Hertwig tatsächlich eine Halbierung der Chromosomenzahl während der Ei- und Samenreife nachgewiesen worden war, und zwar konnten die vorliegenden Bilder wirklich in dem Sinne gedeutet werden, daß bei der Samen- und Eireife eine Reduktionsteilung stattfindet[1]). In den Samen- und Eimutterzellen findet nämlich z. B. bei der Rasse Ascaris megalocephala bivalens zunächst eine Art Verdoppelung der in der Vierzahl vorhandenen Chromosomen und dann bei den beiden Teilungsschritten eine zweifache Halbierung ihrer Zahl statt, wie dies in Fig. 89 speziell für die Samenbildung dargestellt ist. Wird nun der Verdoppelungsprozeß in den Prophasen der Samenmutterzellen (B) als ein Längsspaltungsvorgang, wie er die normalen Kernteilungsakte einzuleiten pflegt, aufgefaßt, und erfolgt die Verteilung im ersten Reifungsprozeß (C) nach diesem Längsspalt, so stellt diese Teilung eine Äquationsteilung dar. Wenn sich dann bei der Teilung der Samentochterzellen (D—F) die vier Chromosomen ohne einen weiteren Längsteilungsprozeß als solche auf die beiden Samenenkelzellen verteilen, so ist dieser zweite Teilungsprozeß als eine Reduktionsteilung anzusehen.

In entsprechender Weise können die Verhältnisse bei der Eireife gedeutet werden.

c) Neukombination der Anlagen.

Mit der Zahlenreduktion kann nach Weismann eine Neukombination der Elemente verbunden sein. Wie wir sahen, enthalten im Falle des Pferdespulwurms (Rasse „bivalens") die beiden Samentochterzellen je vier, nach Weismann individuell verschiedene, d. h. aus verschiedenartigen Ahnenplasmen oder Iden zusammengesetzte Chromosomen *a*, *b*, *c*, *d*. Wenn nun diese mittels der Reduktionsteilung auf die Samenenkelzellen verteilt werden, so gelangen in jede der letzteren zwei Elemente, und zwar sind bei einer Zahl von vier Chromosomen offenbar sechs Kombinationen von je zwei Elementen möglich: *ab*, *ac*, *ad*, *bc*, *bd*, *cd*. Da aber diese sechs Kombinationen sowohl in den männlichen, wie in den weiblichen Geschlechtszellen auftreten können, so werden bei der paarweisen Vereinigung der Keimzellen (Gameten) des nämlichen Elternpaares $6 \times 6 = 36$ verschiedene Sorten von befruchteten Keimen („Zygoten" nach der neueren Terminologie) ihre Entstehung nehmen können. Mit der Normalzahl der Chromosomen wächst natürlich die Zahl der für die einzelnen Geschlechtszellen möglichen Kombinationen. Bei 8 Chromosomen beträgt sie 70, bei 12 4096, bei 16 12870[2]). Es würden also beim

[1]) Die ersten Deutungen, welche Weismann (1887 u. 1891, Aufsätze, S. 431 u. 690) diesen Befunden gab, waren etwas komplizierter gefaßt. Vgl. Keimplasma 1892, S. 322.

[2]) Vgl. Weismann 1891 (Aufsätze, S. 716).

Menschen, dessen Fortpflanzungszellen nach früheren Angaben[1]) 12 oder 16 Chromosomen enthalten, in den Zygoten 4096×4096 bzw. 12870×12870, also rund 16,8 oder 165,6 Millionen Kombinationen möglich sein. Die Wahrscheinlichkeit, daß sich dieselbe Kombination in zwei oder mehreren Zygoten wiederholt, ist also außerordentlich gering, und es ist daher nach Weismann nicht zu verwundern, wenn unter den sukzessiven Kindern eines menschlichen Elternpaares wohl noch niemals identische beobachtet worden sind.

d) Determinantenlehre und Germinalselektion.

Eine der Grundlagen der Weismannschen Vererbungshypothesen ist, wie gezeigt wurde, die Annahme einer Verschiedenheit der einzelnen in den Kernen der Geschlechtszellen nebeneinanderliegenden Vererbungseinheiten (Ide, Ahnenplasmen) und damit auch ihrer Träger, der Idanten oder Chromosomen. Es fragt sich nun, wie kommt diese Verschiedenheit der Ide und damit der Chromosomen zustande?

Nach Weismann sind die Ide, also diejenigen kleinsten Einheiten des Keimplasmas, welche gerade noch sämtliche Anlagen der Art enthalten, aus einzelnen Teilchen, den Bestimmungsstücken für die einzelnen äußeren Merkmale oder Determinanten, zusammengesetzt, welche ihrerseits aus bestimmten Gruppierungen von Biophoren, d. h. den niedersten, mit den Fähigkeiten der Assimilation, des Wachstums und der Vermehrung eben noch begabten Lebenseinheiten, bestehen[2]).

Durch die Anwesenheit und Beschaffenheit der Determinanten ist das Auftreten bestimmter Charaktere im werdenden Organismus bedingt, derart, daß die einzelne Determinante je die Anlage einer selbständig variabeln Eigenschaft darstellt, und ebenso wie die erblichen Variationen des Individuums selber in Variationen der ganzen Ide ihren Ursprung haben, so beruhen also die erblichen Variationen einzelner Körperteile und Körpereigenschaften auf Variationen der Determinanten.

In jedem Geschlechtszellenkern sind natürlich für jedes Organ und für jede Körpereigenschaft mehrere Determinanten vorhanden, nämlich ebenso viele als Ide, da ja jedes Id einen aus sämtlichen Determinantensorten der Spezies bestehenden Komplex darstellt. In dem jungen Organismus, der aus der Geschlechtszelle hervorgeht, wird im allgemeinen ein bestimmter Körperteil oder eine bestimmte Körpereigenschaft dann variieren, wenn die Majorität der betreffenden Determinanten abgeändert ist.

---

[1]) Vgl. jedoch S. 92.

[2]) Vgl. Weismann, Keimplasma, S. 71.

Wie kommen nun die Abänderungen der Determinanten und damit diejenigen der Ide (Ahnenplasmen), der Idanten (Chromosomen) und des ganzen Keimplasmas zustande?

Wie Weismann in Anlehnung an Roux' Vorstellung von dem Kampf der Teile im Organismus annimmt, besteht in jedem organischen System ein Konkurrenzkampf [1]): so wie zwischen den einzelnen Personen die Selektion wirksam ist (Personalselektion) und ebenso wie nach Roux zwischen den einzelnen Geweben und Zellen Ausleseprozesse stattfinden (Histonalselektion, Intraselektion), so findet während der Entwickelung der Geschlechtszellen auch zwischen den verschiedenen Determinanten einer Geschlechtszelle ein Kampf um die zuströmende Nahrung statt, und zwar in erster Linie zwischen den homologen Determinanten verschiedener Ide [2]), dann aber auch zwischen den nichthomologen Determinanten eines und desselben Ids [3]). Auf der ungleichen Ernährung und auf dem damit zusammenhängenden Ausleseprozeß, auf der Germinalselektion, beruhen aber die Verschiedenheiten der Determinanten, und zwar glaubt Weismann zeigen zu können, daß, wenn einmal eine Plus- oder Minusvariation entstanden ist, diese Abänderung beim Eingreifen bzw. beim Ausbleiben der Personalselektion eben auf Grund des intragerminalen Konkurrenzkampfes in stetiger Weise nach der Plus- bzw. Minusseite fortschreiten muß [4]).

e) Zerlegung des Keimplasmas in der Ontogenese.

Die Determinantenlehre versucht auch das zweite Hauptproblem der Vererbung [5]) zu lösen, die Frage, durch welche Kräfte und Mechanismen die Vererbungstendenzen beim Aufbau des neuen Organismus zur Entfaltung gebracht werden.

Nach Weismann [6]) sind innerhalb der einzelnen Ide die verschiedenen Determinanten, also die Bestimmungsstücke für die einzelnen selbständig variabeln Merkmale, fest lokalisiert und in bestimmter Weise zusammengefügt, so wie z. B. die verschiedenen Atomgruppen im Benzolring durch eine typische Architektonik miteinander verbunden sind. Bei der Teilung des Eies wird nun durch einen vorausbestimmten und geregelten Mechanismus das Keimplasma in der Weise auseinandergelegt, daß auf Grund „erbungleicher" Teilungsprozesse die einzelnen Determinantengruppen und Determinanten jeweils denjenigen Zellen zugewiesen werden, für welche sie die Bestimmungsstücke bilden. So würden z. B. bei der ersten Teilung des Eies des Pferdespulwurmes (S. 52, Fig. 26) die Determinantengruppen für einen Teil des Ektoderms in die eine der beiden ersten Blastomeren (S_1-Zelle) eintreten und eben durch diese Verteilung das Schicksal der beiden Zellen bestimmen, die in der Keimbahn gelegene P_1-Zelle wird dagegen, der Weismannschen Keimplasmatheorie zufolge, den vollständigen Determinantenkomplex

---

[1]) Vgl. Weismann 1894, 1896.
[2]) Weismann 1896, S. 34.
[3]) Weismann 1904, Bd. 2, S. 129. Vgl. auch Thomson 1908, S. 471.
[4]) Näheres bei Weismann 1896 und 1904. Vgl. Ekman, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 11, 1914, S. 63; Gaupp 1917, S. 234 ff.
[5]) Vgl. S. 108.
[6]) Keimplasma, S. 85.

beibehalten. Bei der zweiten Teilung findet dann abermals auf Grund einer erbungleichen Teilung die Zerlegung des Determinantenkomplexes P_1 in zwei ungleiche Determinantengruppen statt. Die Determinanten für Entoderm, Mesoderm und Stomodäum treten in die eine Zelle ($EMSt$ = obere Hälfte von P_1 in Fig. 26, B; s. auch Fig. 26, C) ein, während die P_2-Zelle (untere Hälfte von P_1) wieder den ganzen Komplex erhält. Endlich werden bei der dritten Teilung (Fig. 26, C) der einen Tochterzelle von P_2 (S_3 = C, Schwanzzelle) die Determinanten für das Ektoderm der hinteren Körperhälfte zugewiesen.

Nicht bei jedem Kernteilungsprozeß findet eine unsymmetrische erbungleiche Zerlegung der Determinantenkomplexe statt. Wenn es sich nämlich um die Bildung einer größeren Zahl gleichartiger Zellen handelt, wenn z. B. aus der Urzelle eines Sinnesepithels die verschiedenen gleichartigen Sinneszellen ihre Entstehung nehmen sollen, so finden erbgleiche Kernteilungen statt, d. h. während des Kernwachstums und der Vorbereitung zur Teilung tritt innerhalb der einzelnen Ide eine Verdoppelung der Determinanten ein und bei der Durchteilung der Ide werden die so gebildeten Schwesterdeterminanten in symmetrischer Weise auf die beiden Tochterkerne verteilt.

Bezüglich der Art und Weise, wie die Bestimmung der Zellen durch die Kernsubstanz vor sich geht, können von vornherein verschiedene Annahmen gemacht werden[1]). Es könnte sich entweder um eine energetische Beeinflussung des Zellprotoplasmas durch die Kernsubstanz handeln, so wie man sich früher die Erregung des Eiplasmas durch das eindringende Spermatozoon gedacht hat, oder es könnte die Bestimmung durch Enzyme (Fermente) erfolgen, die vom Kern gebildet und an das Zellplasma abgegeben werden (Haberlandt, Driesch u. a.)[2]), oder es könnten geformte Substanzen, die aus dem Kern ins Zellplasma auswandern, direkt bei den Stoffwechselvorgängen und fermentativen Tätigkeiten der Zelle beteiligt sein. Letzteres wurde vielfach für die vielumstrittenen Chromidien[3]) angenommen, färbbare, in verschiedenen Protozoen- und Metazoenzellen beobachtete, vielfach wohl mit den früher erwähnten Mitochondrien identische[4]) Körnchen, welche von der Chromatinsubstanz des Kernes abstammen und aus dem Kern in das Zellplasma überwandern sollen (R. Hertwig, Goldschmidt). Weismann selbst lehnt sich an eine Auffassung an, welche H. de Vries in seiner „Intrazellularen Pan-

[1]) Vgl. Weismann, Keimplasma, S. 61.

[2]) Näheres über die Enzymhypothese siehe bei M. F. Guyer 1911, Amer. Naturalist, Vol. 45, 1911.

[3]) Vgl. besonders R. Hertwig (Arch. Prot., Bd. 1, 1902), Goldschmidt (Zool. Jahrb., Anat., Bd. 21, 1904 u. a. a. O.), Schaxel (Arch. mikr. Anat., Bd. 75, 1910). Auf botanischem Gebiete vgl. hierzu Lundegård 1910 (s. Kap. 13, S. 131), L. Digby, Ann. Bot., Vol. 23, 1909. Gegen die Annahme eines Austrittes geformter Chromidien aus dem Kern haben sich u. a. Vejdovski, Meves, Duesberg, Dingler, Lundegård ausgesprochen. Vgl. auch M. Jörgensen, Zellenstudien. III. Arch. Zellf., Bd. 10, 1913.

[4]) Vgl. indessen Schaxel, Anat. Anz., Bd. 39, 1911.

genesis" vertreten hat und derzufolge die kleinsten Lebenseinheiten, die Pangene, aus dem Kern in das Cytoplasma übertreten und sich in die einzelnen Zellteile umwandeln sollen. Nach Weismanns spezieller Anschauung würden sich die kleinsten Lebensteilchen, die Biophoren, von den Determinantengruppen loslösen und nach Auswanderung in den Zelleib die besonderen Differenzierungen, z. B. in den Muskelzellen die Abscheidung der kontraktilen Substanz, hervorrufen.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 19.

Gaupp, E., August Weismann, sein Leben und sein Werk. Jena 1917.
Jennings, H. S., The Effect of Conjugation in Paramaecium. Journ. Exp. Zool., Vol. 14, 1913.
Klebs, G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
Roux, W., Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.
Schaxel, J., Das Zusammenwirken der Zellbestandteile usw. Arch. mikr. Anat., Bd. 75, 1910.
Thomson, J. A., Heredity. London 1908.
Vries, H. de, Interzellulare Pangenesis. Jena 1889.
Weismann, A., Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. Jena 1886.
—, Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.
—, Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.
—, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
—, 1894, s. Kap. 17, S. 169.
—, Über Germinalselektion, eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. Jena 1896.
—, 1904, s. Kap. 15, S. 149.

Zwanzigstes Kapitel.

Kritik der Anschauungen von Weismann. O. Hertwigs Theorie der Biogenesis.

Die Hypothesen Weismanns haben auf der einen Seite, so namentlich durch gewisse Beobachtungen und theoretische Vorstellungen von Roux[1]) eine Unterstützung gefunden, auf der anderen Seite ist durch sie eine lebhafte Opposition wachgerufen worden[2]).

Die gegensätzlichen Anschauungen beziehen sich vor allem auf den Bau der Vererbungssubstanz und auf ihr Verhalten bei der Entwickelung. Man pflegt diese Gegensätze durch die Wortpaare Determinantenlehre (Korpuskularhypothese) und chemische Vererbungslehre, Neo-Evolutionismus und neo-epigenetische Theorien zu bezeichnen.

Nach der Determinanten- oder Korpuskularhypothese Weismanns u. a. sind die Einheiten der Vererbungssubstanz, die Ide, ihrerseits aus Lebenseinheiten niedrigerer Ordnung, den Determinanten und Biophoren, zusammengesetzt, welche die räumlich getrennten Anlagen der einzelnen selbständig variabeln Eigenschaften darstellen und selbst Komplexe von Molekülen bilden[3]). Auf der anderen Seite steht die chemische Vererbungshypothese „à outrance" (Miescher) oder Konstitutionshypothese[4]), welche einen verhältnismäßig einfachen Bau des Protoplasmas annimmt und seinen Einheiten den Wert von außerordentlich komplizierten Molekülen zuschreibt (vgl. Kapitel 3). Die einzelnen selbständig variabeln Eigenschaften des Organismus (z. B. die Zeichnungsflecke auf den Schmetterlingsflügeln) sind aber nicht an bestimmte Körperchen oder

[1]) Über Roux' „Mosaiktheorie" vgl. seine im Literaturverzeichnis aufgezählten Schriften.

[2]) Genauere historische Daten finden sich bei O. Hertwig, Zelle und Gewebe, Bd. 2, S. 297.

[3]) Eine etwas modifizierte, zur chemischen Vererbungshypothese überführende Annahme hat R. Fick gemacht.

[4]) Unter konstitutiven Eigenschaften verstehen die Chemiker solche, welche von der Architektonik des Moleküls abhängig sind und mit dieser wechseln, im Gegensatz zu den additiven, welche sich aus den Eigenschaften der einzelnen Bestandteile der Verbindung summieren.

Atomgruppen gebunden, sondern an die Verbindung als Ganzes. So wie sich z. B. Benzol und Phenol durch eine OH-Gruppe unterscheiden und dieser Unterschied sich in den Änderungen einer ganzen Reihe von Eigenschaften (Geruch, Farbe, spezifisches Gewicht, Reaktionsweise) äußert, so werden durch verhältnismäßig geringfügige Änderungen in der Konstitution des Plasmamoleküls auch Abänderungen im Entwickelungsverlauf der einzelnen Organe — mag dieser auf Grund von Selbstdifferenzierung (Roux) oder in Abhängigkeit von anderen Organen erfolgen — und schließlich auch Abänderungen des Entwickelungsproduktes, d. h. der spezifischen Kombination der äußeren Eigenschaften des Organismus bedingt[1]).

Gegenüber den Anschauungen Weismanns, welche sich auf das Verhalten der Vererbungssubstanz bei der Entwickelung, also auf die angenommene Zerlegung des Keimplasmas in der Ontogenese beziehen, hat insbesondere O. Hertwig in seiner Theorie der Biogenesis[2]) den Standpunkt vertreten, daß keine erbungleichen Teilungen existieren und daß also während der Ontogenese keine Zerlegung der Erbmasse stattfindet. Die tatsächlichen Verschiedenheiten der Gewebszellen, wie sie in der Bildung bestimmter Plasmaprodukte (kontraktile Substanz, Interzellularsubstanzen, Gallenfarbstoffe, Fette, Pepsin usw.) äußerlich hervortreten, werden vielmehr nach O. Hertwig dadurch hervorgerufen, daß unter dem Einfluß einseitig angreifender äußerer Faktoren, z. B. der Schwerkraft, oder unter der Wirkung innerer Faktoren, z. B. der Wechselwirkung benachbarter Zellen, bald diese, bald jene Anlagen mehr ausgebildet und zur Entfaltung gebracht werden.

Der Gegensatz zwischen der Lehre von Weismann einerseits und derjenigen von O. Hertwig andererseits besteht also im wesentlichen im folgenden. Nach der Ansicht des ersteren ist jede Eigenschaft und jeder Körperteil des aus der Keimzelle entstehenden Organismus im Keimplasma durch bestimmte Teilchen vorgebildet, und die Ontogenese besteht daher im wesentlichen in dem „Sichtbarwerden unsichtbarer Mannigfaltigkeiten", in der Bildung des Komplizierten von einem ebenso komplizierten, aber anders beschaffenen Ausgangsstadium aus (Roux). Die Lehre von Weismann kann also als eine evolutionistische (neo-evolutionistische) bezeichnet werden und stellt, allerdings in ganz neuem Kleide, eine Fortsetzung der Evolutions- oder Präformationstheorie von Haller und Bonnet[3]) dar, welche annahmen, daß das neue Individuum nicht

---

[1]) Vgl. hierzu Miescher (1897, Bd. 1, S. 117), Herbst (1906, S. 290), Baur (1908, S. 287), Giglio-Tos u. a. Auch ich selbst habe innerhalb bestimmter Grenzen diese Anschauung vertreten (Erg. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 1, S. 37, 1907).

[2]) Zelle und Gewebe, Bd. 2, S. 75 ff.; Allg. Biol.

[3]) A. v. Haller (1708—1777), der bekannte Berner Naturforscher u. Dichter, später Professor in Göttingen; Ch. Bonnet (1720—1793), Naturf. u. Philosoph in Genf. Siehe Lit.-Verz.

bloß der Materie nach, sondern auch schon in seiner wesentlichen Form im Keim und damit im elterlichen Organismus vorgebildet sei. Im Gegensatz dazu würde nach der Auffassung von O. Hertwig, Driesch u. a. ein verhältnismäßig einfacher Bau der Keimzellen und der Vererbungssubstanz anzunehmen sein, alle Zellen erhalten die nämliche Vererbungssubstanz, und die Entwickelung vollzieht sich demnach unter wirklicher Produktion von Mannigfaltigkeiten, indem jede einzelne Entwickelungsstufe die eigentliche Ursache der nächsten, noch komplizierteren darstellt und dieselbe gewissermaßen als eine Neubildung hervorruft. Man kann also diese Auffassung als eine epigenetische (neo-epigenetische) bezeichnen, insofern sie manche Berührungspunkte mit den Anschauungen der alten Epigenetiker oder Postformisten, vor allem K. F. Wolffs und Blumenbachs[1]) zeigt, welche jede Zeugung für einen wirklichen Neubildungsakt ansahen[2]).

Der Gegensatz zwischen der „neo-evolutionistischen“ und der „neo-epigenetischen“ Auffassung hat zu lebhaften und anregenden Erörterungen und zu mancherlei Versuchen geführt, einen Ausgleich zu schaffen[3]), wobei unter anderem auch das vererbungsgeschichtlich bedeutsame Problem der Regeneration in den Vordergrund des Interesses gerückt wurde. Gegenüber der Weismannschen Kontinuitäts- und Zerlegungstheorie ist auf die außerordentliche Regenerationskraft vieler pflanzlicher und tierischer Organismen, auf ihr Vermögen, nach Verletzungen die ursprüngliche Form und verloren gegangene Körperteile wiederherzustellen, sowie auf die Erscheinungen der vegetativen Vermehrung hingewiesen worden[4]). Die Fähigkeit nicht bloß des Süßwasserpolypen, sondern auch verhältnismäßig hochdifferenzierter Tiere, wie es die Strudelwürmer (Planaria) und Seesterne sind, aus Teilstücken den ganzen Körper wiederherzustellen, das Vermögen mancher Pflanzen, z. B. Begonia und Torenia, an scheinbar beliebigen Punkten der Blätter und von äußerlich nicht erkennbaren Vegetationspunkten aus Sprosse zu entwickeln, und ähnliche Erscheinungen sprechen, wie O. Hertwig, H. Spencer, Driesch u. a. betont haben, gegen die Annahme, daß das Keimplasma während der Ontogenese nur in den Keimbahnzellen unverändert bleibe, dagegen in allen anderen Zellen eine immer weiter gehende Zerlegung und Spezialisierung der Anlagenmasse stattfinde.

---

[1]) Kaspar Friedr. Wolff (1733—1794), geb. in Berlin, Akademiker in Petersburg; J. Fr. Blumenbach (1752—1840), Professor in Göttingen. Siehe Lit.-Verz.

[2]) Vgl. u. a. Weismann, Vorträge, Bd. 1, S. 287; Korschelt und Heider, Allgemeiner Teil, S. 83; Roux 1911.

[3]) Vgl. besonders Roux 1911, S. 302, sowie die Hypothese von der „Zentroepigenese“ von Rignano (s. Kap. 14, S. 139; s. auch S. Becher, Biol. Centralbl., Bd. 19, 1909).

[4]) Vgl. hierzu O. Hertwig, Zelle und Gewebe, Morgan 1901, Driesch 1901, und seine Referate in den Ergebn. d. An. u. Entw., Bd. 8, 11, 14, 17, 1898—1909; Korschelt 1907.

Vielmehr scheinen, wie hervorgehoben wird, die genannten Tatsachen zu beweisen, daß sämtliche Zellen des Organismus Träger des vollständigen Idioplasmas sind.

Weismann[1]) hat die aus den Erscheinungen der Regeneration und ungeschlechtlichen Fortpflanzung abgeleiteten Einwände gegen die Zerlegungstheorie durch den Hinweis auf die ungleiche Verbreitung der Regenerationsfähigkeit zu widerlegen versucht. Er weist darauf hin, daß nicht alle Organismen die nämliche Regenerationsfähigkeit besitzen, und glaubt, daß das Regenerationsvermögen keine primäre Eigenschaft der Organismen, sondern eine sekundäre, im Laufe der Stammesgeschichte erworbene Anpassungserscheinung darstelle, die im wesentlichen nur solchen Körperteilen zukommt, welche Verletzungen und Schädigungen aller Art besonders ausgesetzt sind. So seien z. B. bei den urodelen Amphibien, welche seit den Versuchen Spallanzanis eines der klassischen Beispiele der Regenerationsfähigkeit bilden, Lunge und Hoden nicht oder kaum regenerationsfähig, offenbar weil sie seltener als die Beine, Schwanzflossen, Kiemen und Augen in die Lage kommen, verletzt zu werden. Wenn aber das Regenerationsvermögen eine sekundäre Anpassungserscheinung darstellt, dann wird auch der idioplasmatische Mechanismus, auf welchem jenes beruht, sekundärer Art sein, und zwar besteht er nach Weismann darin, daß den regenerationsfähigen Geweben und Zellen außer den Determinanten, welche im normalen Entwickelungsverlauf ihre Ausbildung beherrschen, noch ein Nebenidioplasma mit Ersatzdeterminanten (Reserveidioplasson nach Roux) zugeteilt wird; welches nur bei eintretenden Störungen aktiv wird, eine Vorstellung, welche bereits früher in ähnlicher Weise durch Roux vertreten worden war[2]).

Diesen Anschauungen gegenüber konnte freilich darauf hingewiesen werden[3]), daß auch weniger exponierte Teile in größerem oder geringerem Maße regenerationsfähig sind, wie z. B. beim Menschen Schilddrüse, Lymphdrüsen, Leber und Niere (Ribbert), bei höheren Krebsen (Cambarus) das Receptaculum seminis (Andrews), bei Käfern (Rhagium) die rudimentären Beinstummeln der Larve (Megusar) u. a., und ferner daß bei Pflanzen, z. B. Araucaria, überirdische Sprosse zum Bewurzeln und zur Ausbildung gebracht werden können, ohne daß es irgendwie wahrscheinlich ist, daß dieser Vorgang in der freien Natur sich ebenso vollziehen könne (Vöchting). Offenbar hat also das Regenerationsvermögen nicht überall, wo es vorkommt, den Charakter einer Anpassungserscheinung, und so ist auch die Annahme, daß allen Regenerationsvorgängen ein sekundär erworbener Mechanismus in Gestalt eines Nebenidioplasmas zugrunde liegt, schwerlich zu halten.

[1]) Vgl. besonders Keimplasma, S. 124; Vorträge, Bd. 2, S. 20 u. 21.

[2]) Vgl. Roux 1881, 1893, 1911.

[3]) Bezüglich der Literatur vgl. Korschelt 1907, S. 254, u. Driesch 1909, S. 121.

Auch auf einem anderen Gebiete der Entwickelungsmechanik muß die Weismannsche Determinantenlehre Konzessionen machen. Wohl gibt es tierische Eier, deren erste Furchungszellen, wenn sie künstlich isoliert werden, nur „Teilbildungen“ (Halbembryonen mit einseitig ausgebildeter linker oder rechter Körperhälfte, Halb- und Viertellarven) aus sich hervorgehen lassen und also auf eine frühzeitige Spezifizierung des Anlagenmaterials im Sinne von Weismanns Zerlegungshypothese hinweisen („Mosaikeier“ der Ctenophoren, Nematoden, Ascidien). Aber auf der anderen Seite gibt es Fälle, in denen sich die ersten Blastomeren nach Isolierung ganz wie das normale Ei weiterfurchen und dementsprechend Zwerglarven (zwerghafte Ganzlarven) mit allen Merkmalen der normalen Larve aus sich hervorgehen lassen, ein Verhalten, das offenbar mehr für eine Äquipotenz der Furchungszellen im Sinne O. Hertwigs zu sprechen scheint („Regulationseier“ der Medusen und des Amphioxus)[1]).

Auf der anderen Seite kann aber speziell zugunsten der Annahme erbungleicher Teilungen im Sinne Weismanns angeführt werden, daß, wie Giglio-Tos[2]) in einleuchtender Weise auseinandergesetzt hat, vom chemischen Standpunkt aus eine unsymmetrische Teilung so hochorganisierter Atomkomplexe, wie es sicherlich die chemischen Einheiten des Plasmas sind, viel wahrscheinlicher ist, als eine symmetrische Zerlegung. Und auch dann, wenn zunächst eine symmetrische Teilung der Kernsubstanz erfolgt, mag es vorkommen, daß die Tochterkernsubstanzen bei der Rekonstitution der Tochterkerne infolge einer unsymmetrischen Verteilung des Cytoplasmas und seiner Einschlüsse nicht in gleich vollständiger Weise wieder zum Zustand der Mutterkernsubstanzen zurückkehren und daß also Tochterkerne von ungleicher chemischer Konstitution entstehen. Diese könnten ihrerseits wieder das zugehörige Cytoplasma ungleich beeinflussen und zu ungleichen Differenzierungen bewegen[3]).

Wenn nun auch erbungleiche Teilungen nach dem ersten oder zweiten Typus — der zweite trägt bereits ein epigenetisches Element in sich — vorkommen, so folgt daraus noch nicht, daß die Determinantentheorie in der ursprünglich von Weismann angenommenen Weise zu Recht besteht und daß also in der Ontogenese eine gesetz-

---

[1]) Bei den Echinodermen furchen sich die isolierten Blastomeren zunächst so, als ob sie sich im normalen Verband befänden, später setzen aber regulatorische Prozesse ein, welche bewirken, daß die Teilstücke sich schließlich doch zu normalgestalteten Zwerglarven weiter entwickeln (Postgeneration nach Roux). Verwickeltere Verhältnisse liegen beim Frosche vor. Regulatorische Prozesse spielen auch eine Rolle, wenn Tritonkeime noch im Blastulastadium künstlich zu Doppelbildungen umgewandelt werden (Spemann, Arch. Entw.-Mech., Bd. 16, 1903). Vgl. im übrigen Korschelt und Heider, Allgemeiner Teil, S. 81 (Kap. II: Das Determinationsproblem), sowie Roux 1911, S. 302.

[2]) Bd. 1, S. 48.

[3]) Eine solche Wechselwirkung zwischen Cytoplasma und Kern hat auch Boveri beim Ascaris-Ei angenommen (Festschr. f. R. Hertwig, Jena 1910, Bd. 3, S. 190).

mäßige Zerlegung der Keimplasma-Ide in immer kleinere Gruppen von Determinanten stattfindet und „so lange fortgeht, bis in jeder Zelle nur noch eine Art von Determinanten enthalten ist, diejenige, welche sie zu determinieren hat“ [1]). Denn gerade diejenigen Eigenschaften, mit Rücksicht auf welche die Theorie hauptsächlich ausgearbeitet worden ist, nämlich die selbständig variabeln, ausgesprochen spezifischen, lokalisierten und in der Ontogenese verhältnismäßig spät zur Entfaltung kommenden Merkmale, so vor allem die spezifischen Zeichnungsmuster der Haut, die Zeichnung und Form der Schmetterlingsflügel und Vogelfedern, auch Hautgrübchen, Pigmentmale und andere Hautanomalien des Menschen, entstehen nämlich sicherlich nicht in der Weise, daß im Keim besondere Determinanten für die einzelnen Zeichnungselemente und sonstigen Differenzierungen eingeschlossen sind und diese Determinanten zunächst in inaktivem Zustande bis zu derjenigen Entwickelungsphase und Körperstelle hingeführt werden, wo die betreffenden Merkmale manifest werden. Vielmehr liegen diesen Merkmalen, wie die entwickelungsgeschichtliche (phänogenetische) Untersuchung zeigt und worauf später (Kap. 28) noch zurückzukommen ist, in letzter Linie die in einem bestimmten Rhythmus sich abspielenden Zellteilungs- und Wachstumsvorgänge der Haut bzw. Hautorgane (Falterflügel, Vogelfedern) zugrunde [2]). Diese Wachstumsvorgänge sind ihrerseits wahrscheinlich bestimmt auf der einen Seite durch einige, gleich im Anfang der Entwickelung gelegene Impulse, wobei auch erbungleiche Teilungen im obigen Sinne eine Rolle spielen können, andererseits epigenetisch durch die Formbildungsprozesse des Gesamtorganismus und der Nachbarorgane. Aus dem Zusammenwirken des von Anfang an gegebenen Teilungsrhythmus und der epigenetischen Faktoren resultieren alle Einzelheiten der betreffenden Merkmale.

Daß erbungleiche Teilungen im Verlauf der Reifungsprozesse vorkommen und hier speziell im Verhalten der Geschlechtschromosomen (Kap. 35) ihren sichtbaren Ausdruck finden, wird heute von den meisten Biologen angenommen.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 20.

Baur, E., Einige Erg. der exp. Vererbungslehre. Beih. d. Med. Klinik, 4. Jahrg., 1908.
Blumenbach, J. F., Über den Bildungstrieb. Göttingen 1791.
Bonnet, K., Betrachtungen über die organisierten Körper, übers. von A. E. Göze, Lemgo 1775.
Driesch, H., Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.
—, Referate in Merkel und Bonnets Erg. d. Anat. und Entw., Bd. 8, 1898; Bd. 11 (1901), 1902; Bd. 14 (1904), 1905; Bd. 17 (1907), 1909.
Giglio-Tos, E, 1900—1910, s. Kap. 3, S. 27.

[1]) Keimplasma, S. 81.
[2]) V. Haecker, Biolog. Centralbl., Bd. 36, 1916, S. 471; 1918, S. 189, 198 f.

Haecker, V., Entwickelungsgeschichtl. Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena 1918.
Haller, A. v., Elementa physiologiae corporis humani. Lausanne 1757—1766.
Herbst, C., Vererbungsstudien. I—III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21, 1906.
Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. I—II. Jena 1893—1898; Allg. Biol., s. Kap. 3, S. 27.
—, Zeit- und Streitfragen der Biol. I. Präformation oder Epigenese? Jena 1894.
Korschelt, E., Regeneration und Transplantation. Jena 1907.
— u. Heider, K., s. Kap. 6, S. 61.
Miescher, F., Histochem. und physiol. Arbeiten. Leipzig 1897.
Morgan, T. H., Regeneration. New York 1901. Übers. von M. Moßkowski, Leipzig 1907.
Rignano, E., s. Kap. 14, S. 139.
Roux, W., Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881. Ges. Abhandlungen, Bd. 1, Nr. 4.
—, Einleitung z. d. Beitr. zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Zeitschr. f. Biol., Bd. 21, 1885.
—, Gesammelte Abhandlungen, Bd. 1 u. 2. Leipzig 1895 (besonders Bd. 2, Nr. 27 u. 28).
—, 1911, s. Kap. 14, S. 139.
Vöchting, H., Über die Regeneration der Araucaria excelsa. Jahrb. d. wiss. Bot., Bd. 40, 1904.
Weismann, A., Das Keimplasma. Jena 1892.
—, Vorträge über Deszendenztheorie. 2. Aufl. Jena 1904.
Wolff, K. F., Theoria generationis. Halle, Diss., 1759.
—, Theorie von der Regeneration. Berlin 1764.

IV. Abschnitt.

Experimentelle Bastardforschung.

Einundzwanzigstes Kapitel.

Allgemeines über Bastarde.

Die Erforschung der Vererbungserscheinungen hat sich, wie gezeigt wurde, im Laufe der achtziger und neunziger Jahre des letzten Jahrhunderts hauptsächlich in zwei Richtungen bewegt: es wurde versucht, das materielle Substrat der Vererbungsvorgänge und die cytologischen Prozesse, welche ihnen zugrunde liegen, kennen zu lernen, und ferner wurde die alte, bei den Züchtern, Ärzten, Biologen und Laien weitverbreitete Ansicht, daß erworbene Eigenschaften vererbt werden, der Kritik und experimentellen Prüfung unterworfen. Daß die Anregung zu eingehender Behandlung dieser beiden Probleme zu einem großen Teil von der Aufstellung und Begründung der Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas ausging, wird heute auch von den Gegnern dieser Theorie anerkannt.

Einen neuen gewaltigen Anstoß erhielt die Vererbungsforschung zu Beginn des 20. Jahrhunderts durch die Wiederentdeckung der Mendelschen Bastardierungsregeln.

Schon vorher war allerdings der Grund zu einer wissenschaftlichen Bastardlehre als einem selbständigen Zweig der Biologie gelegt worden, ja, ihre Anfänge reichen sogar bis in das 18. Jahrhundert zurück, in die Zeit, als Kölreuter (1761) durch Erzeugung eines Tabakbastardes, der Merkmale beider Eltern zeigte, den ersten exakten Beweis für die Sexualität der Pflanzen lieferte. Indessen haben Kölreuter selbst[1]) und beinahe alle seine Nachfolger, so John Hunter, Knight, Gärtner, Naudin, Wichura und vor allem Darwin, bei der Untersuchung der Pflanzen- und Tierbastarde weniger das Problem der Vererbung als solches, als vielmehr die Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen der Arten im Auge gehabt. Noch am Ende des 19. und zu Anfang des 20. Jahrhunderts hat einer der ersten

[1]) Vgl. E. Lehmann, Naturw. Woch., Bd. 11, 1912, S. 34, und C. Raunkiär, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 19, 1918, S. 227.

Zoologen, der nach Darwin in zielbewußter Weise und in großem Maßstabe Kreuzungsversuche angestellt hat, Standfuß, auf diesem Wege in erster Linie die Frage zu lösen versucht, ob zwei einander nahestehende Formen getrennte distinkte Arten oder nur Varietäten darstellen [1]); in derselben Weise wollte Kühn in Halle mittels seiner ausgedehnten Kreuzungsversuche den Grad der Blutsverwandtschaft der Wildrinder und Wildschafe ermitteln, und um die gleiche Zeit hat auch H. de Vries auf den ersten Seiten seiner „Elementaren Bastardlehre" die Frage nach den systematischen Einheiten und die Möglichkeit, mittels der Bastardierungen Arten und Varietäten zu unterscheiden, in den Vordergrund gestellt [2]). In der Regel wurde dann von den älteren und neueren Forschern als ein wichtiges Kriterium für die Artverschiedenheiten die mangelnde Fortpflanzungsfähigkeit der Kreuzungsprodukte angesehen, und so findet man denn auch heute noch in fast allen Lehrbüchern die Tatsachen der Bastardforschung im Anschluß an die Behandlung des Artbegriffes aufgezählt.

Nun haben allerdings schon Darwin, de Vries, Nägeli, Weismann u. a. die Bedeutung der Bastardforschung für die Vererbungslehre genau erkannt und bei der Begründung ihrer Vererbungshypothesen das vorliegende Beobachtungsmaterial in ausgiebiger Weise herangezogen, aber trotzdem wird man sagen dürfen, daß der enge Zusammenhang zwischen Bastardforschung und Vererbungslehre erst durch die Aufstellung der Mendelschen Regeln in das volle Licht gerückt worden ist.

Aus der vormendelschen Periode der Bastardforschung ist aber doch von der neueren Forschung eine Anzahl von Erfahrungen, Unterscheidungen und Begriffen übernommen worden, auf welche hier kurz eingegangen werden soll.

Man hat früher, namentlich unter dem Einfluß Fockes, eine Unterscheidung zwischen Mischlingen, Bastarden (Hybriden) und Blendlingen vorgenommen. Als **Bastarde** [3]) wurden die Kreuzungsprodukte verschiedener Arten, als Blendlinge diejenigen verschiedener Varietäten bezeichnet, während man mit dem Namen Mischlinge beide Kategorien zusammenfaßte. Es ist klar, daß namentlich bei den Bestrebungen, die Bastardforschung in den Dienst der Artbildungslehre zu stellen, die Anwendung dieser verschiedenen Bezeichnungen wegen der Unsicherheit der Abgrenzung zwischen Art

[1]) Vgl. Standfuß 1896.

[2]) De Vries 1903, S. 8.

[3]) Das Wort Bastard ist ein romanisch-deutsches Mischwort, nach Kluge und Weigand zusammengesetzt aus bast, basto (= Saumsessel) und der deutschen Endung hart. Es bedeutet das auf dem (den Maultiertreibern als Kissen dienenden) Saumsessel gezeugte, also das uneheliche und weiterhin das aus nicht-ebenbürtigen Ehen stammende Kind (ähnlich Bankert = das auf der Bank erzeugte, uneheliche Kind). Es findet sich erstmals auf Wilhelm den Eroberer (1027—1087) angewandt. Schon Fischart (im Gargantua 1594) spricht auch schon von Hundebastarden (Jagdhund × Schäferhund, Windspiel × Dogge).

und Varietät vielfach zu einer petitio principii und naturgemäß auch sonst zu mancherlei Schwierigkeiten führte, und so hat sich denn in der neuesten Phase der Bastardforschung der Gebrauch eingebürgert, mit dem Ausdruck Bastard oder Hybrid ganz allgemein jedes Kreuzungsprodukt von erblich differenten Formen zu bezeichnen, mag es sich um Gattungen, Arten oder Varietäten handeln[1]). Man kann auch mit Correns[2]) unter Bastardierung ganz allgemein die Vereinigung zweier Keimzellen verstehen, welche nicht die gleichen Anlagen besitzen. Im ganzen deckt sich diese mehr und mehr in Aufnahme kommende Definition auch mit dem populären Sprachgebrauch, indem man bekanntlich die Kreuzungsprodukte zweier „Rassen" des Menschen ebensogut als Bastarde bezeichnet, wie diejenigen zwischen Pferd und Esel oder zwischen Fasan und Haushuhn.

Je nach dem von der heutigen Systematik angenommenen Verwandtschaftsgrad der beiden Eltern kann dann unterschieden werden zwischen Rassen-, Unterart-, Art- und Gattungsbastarden. Rassenbastarde entstehen z. B. bei der Kreuzung zweier Kulturrassen der Haustaube; als Unterartbastarde können die auf der Grenze der Verbreitungsgebiete der Raben- und Nebelkrähe (Corvus corone und cornix) häufig vorkommenden Mischformen gelten; ein Beispiel für die Artbastarde bildet das Rakel- oder Mittelwaldhuhn (Tetrao medius), der Abkömmling von Birkhahn und Auerhenne, und als Gattungsbastard mag das Kreuzungsprodukt von Haushuhn und Edelfasan (Phasianus colchicus), als Familienbastard dasjenige der Penelope (Fam. Cracidae) und des Edelfasans angeführt werden[3]).

Werden Bastarde derselben Abkunft untereinander gepaart, so kann es vorkommen, daß ihre Nachkommen dieselben Merkmale wie die Bastarde selber zeigen. Man spricht dann von konstanten Bastardrassen. Bekannte, allerdings umstrittene Beispiele sind Aegilops speltaeformis, eine Kreuzung zwischen einer wildwachsenden Graminee, dem Walch (Ae. ovata) und dem Weizen (Triticum vulgare)[4]), sowie manche der de Vriesschen Oenothera-Bastarde[5]). Auf zoologischem Gebiet sind die schon von Darwin erwähnten Leporiden oder Hasen-Kaninchen-Bastarde[6]) zu nennen, ferner einige Fasanenbastarde[7]) und möglicherweise der Kopepode Cyclops distinctus, eine

---

[1]) Vgl. H. de Vries 1903, S. 9.

[2]) Correns, Ber. D. Bot. Ges., Bd. 23, 1905.

[3]) Vgl. M. F. Guyer, Biol. Bull., Vol. 16, 1909.

[4]) Vgl. H. de Vries 1903, S. 71. Vgl. E. v. Tschermak, Mitt. Hochsch. Bodenk. Wien, II, 1914; W. Bally, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 20, 1919.

[5]) H. de Vries 1911. Vgl. Kap. 27.

[6]) Bezüglich der Literatur vgl. Ackermann, II. Teil, S. 75.

[7]) So angeblich die Bastarde Euplocamus nycthemerus × albocristatus (nach Semon, Mneme, 3. Aufl., S. 347) und vielleicht die weißhalsige Form von Phasianus colchicus (Ghigi, Archivio Zool., Vol. 1, 1903; vgl. dagegen C. Cronau, der Jagdfasan usw., Berlin, Parey, 1902, S. 17).

ausgesprochen intermediäre Form zwischen C. fuscus und albidus, die nur da vorkommt, wo diese beiden Arten gleichzeitig auftreten [1]).

Werden Bastarde nicht untereinander, sondern mit einer der Stammformen oder mit einer dritten verwandten Art oder mit einem anderen Mischling gepaart, so können sogenannte abgeleitete Bastarde entstehen. Sie werden, je nach der Zahl der ursprünglichen reinen Arten oder Typen, welche zu ihrer Entstehung beigetragen haben, als zweielterliche oder binäre (aus Anpaarung, d. h. Rückkreuzung mit einer der Stammformen entstandene B.), dreielterliche (dreifache) oder ternäre, vierelterliche (vierfache) oder quaternäre usw. bezeichnet [2]). Ein ternärer Bastard ist z. B. das von Darwin zitierte Produkt einer Pferdestute und eines Esel-Zebra-Bastards. Darwin selbst gelang es, bei Tauben in einem Vogel fünf der distinktesten Rassen miteinander zu vereinigen [3]), und Wichura [4]) hat bei seinen Versuchen mit Weiden sogar sechs Arten miteinander in einem Bastard verbunden.

Bekanntlich versteht der Tierzüchter unter Vollblut reinrassige Tiere mit edeln Eigenschaften, unter Halbblut die Abkömmlinge eines Vollbluttieres und eines Angehörigen einer gemeinen Rasse. Mit Dreiviertelblut und Einviertelblut werden die Tiere bezeichnet, wenn drei bzw. einer der vier Großeltern der Edelrasse angehörten. In ähnlicher Weise wird auch bei Mischungen von Wildformen mit Haustierrassen unter Hervorhebung des Anteils der ersteren von Halbblutbastarden, Dreiviertelblutbastarden usw. gesprochen (Kühn).

Als reziproke Bastarde werden die Abkömmlinge zweier Stammformen dann bezeichnet, wenn diese kreuzweise miteinander verbunden werden, derart, daß das eine Mal von der einen Stammform der Vater, das andere Mal von der gleichen Stammform die Mutter genommen wird. Beispiele bilden Maultier und Maulesel. Ersteres ist das Kreuzungsprodukt von Eselhengst und Pferdestute, letzterer dasjenige von Pferdehengst und Eselstute [5]).

Um Bastarde ihrer Abkunft nach zu kennzeichnen, verbindet man die Namen der beiden Stammformen durch ein Kreuz oder in Form eines Bruches, indem bald der Name des männlichen Erzeugers, bald derjenige der weiblichen Form vorangestellt wird, zum Beispiel: Capra hircus ♂ × Ovis aries ♀ oder, wie dies in der Botanik fast allgemein üblich ist: Pisum arvense (Zuckererbse) ♀ × P. arvense (gemeine Erbse) ♂ [6]).

---

[1]) S. 94, Anm. 3.

[2]) H. de Vries 1903, S. 79, 85, 87.

[3]) 1868, Bd. 1, S. 246, Anm.

[4]) M. Wichura, Die Bastardforschung im Pflanzenreich usw. Breslau 1865. Vgl. hierzu N. Heribert-Nilsson, Exp. Studien über Salix. Festskrift Lunds Univ. 1918.

[5]) Die Möglichkeit, Pferdehengste und Eselstute erfolgreich zu verbinden, ist durch Kühn im Haustiergarten von Halle in wissenschaftlich einwandfreier Weise nachgewiesen worden.

[6]) de Vries 1903, S. 10, Anm.; S. 79.

Abgeleitete Bastarde werden in entsprechender Weise dargestellt, z. B. der bekannte dreifache Schmetterlingsbastard von Standfuß:

$$\text{Saturnia (pavonia } ♂ \times \text{ pini } ♀)\ ♂ \times \text{ S. pyri } ♀.$$

Seltener benutzt man die Bruchform:

$$\frac{\text{Capra hircus } ♂}{\text{Ovis aries } ♀}, \qquad \text{Saturnia } \frac{\left(\frac{\text{pavonia } ♂}{\text{pini } ♀}\right) ♂}{\text{pyri } ♀}.$$

Hinsichtlich der äußeren Erscheinung der Bastarde unterscheidet man intermediäre Bastarde im engeren Sinne, welche ungefähr die Mitte zwischen den beiden Elternformen halten, goneokline (patrokline und matrokline)[1]), welche mehr dem einen der beiden Eltern zuneigen, und einseitige, bei welchen nur die Merkmale der einen Stammform zum Vorschein kommen[2]). Vielfach werden auch die goneoklinen Bastarde zu den intermediären gerechnet.

Unter den intermediären Bastarden können Mosaikbastarde und Misch- oder Deckbastarde unterschieden werden. Bei ersteren kommen die Merkmale der Eltern in mosaikartiger Verteilung an den verschiedenen Körperteilen des Bastardes zum Vorschein, so bei dem in zahlreichen zoologischen Gärten gezogenen Bastard vom Lady-Amherstfasan und Goldfasan (Chrysolophus amherstiae ♂ × Chr. pictus ♀), welcher meist am Kragen und an der Oberseite die Merkmale des männlichen Amherstfasans zeigt, während die rote Unterseite und die Schwanzzeichnung großenteils dem Goldfasan angehören (Fig. 110). Bei den Misch- oder Deckbastarden treten die einzelnen, einander korrespondierenden Charaktere der beiden Eltern zu einem Mischtypus zusammen. So ist z. B. bei den Bastarden vom Gimpel (Pyrrhula pyrrhula) und Kanarienvogel (Serinus canarius) die Färbung und Zeichnung der einen Stammform fast an allen Körperteilen mit derjenigen der anderen kombiniert: über das Farbenmuster des Gimpels erscheint ein gelber Ton gelegt, so daß das Rot der Unterseite in ein trübes Orangegelb und das Weiß des Bürzels in Hellgelb umgewandelt wird.

Was die Bedingungen für das Zustandekommen der Bastardierung anbelangt, so spielt, wie schon die älteren Forscher wußten, der Verwandtschaftsgrad der Stammformen eine wichtige Rolle. Je näher zwei Formen einander verwandt sind, um so eher kann zwischen ihren Angehörigen eine erfolgreiche Paarung stattfinden.

Bei geringerer Verwandtschaft, z. B. bei Artungleichheit, kann die Paarung und erfolgreiche Begattung durch verschiedene Faktoren erschwert oder verhindert werden: es kann zwischen den Elterntieren selbst eine instinktive, z. B. durch den Geruchssinn vermittelte Abneigung zur Annäherung bestehen, wie dies in der freien Natur

[1]) Über Versuche, die Entwickelungsrichtung (Ähnlichkeit mit einem der Eltern) zu beeinflussen, s. S. 122, Anm. 1.

[2]) Vgl. de Vries 1903, S. 18; Lang, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 4, 1910, S. 1.

normalerweise zwischen den Angehörigen verschiedener Arten der Fall ist [1]), oder es kann durch die Beschaffenheit der Kopulationsorgane die Begattung mechanisch unmöglich gemacht sein, oder es besitzen die Fortpflanzungszellen keine oder nur eine geringe sexuelle Affinität zueinander [2]). Im ersten Falle kann durch die Gefangenschaft oder Domestikation das repulsive Verhalten unterdrückt werden, wie dies die in zoologischen Gärten vorkommenden Kreuzungen zwischen so entfernt stehenden Formen, wie Löwe und Königstiger, zeigen [3]), im zweiten Falle können die mechanischen Hindernisse eventuell durch künstliche Sperma-Injektion beseitigt werden (künstliche Befruchtung von Stuten bei verengtem Muttermund; Paarung von sehr verschieden großen Hunderassen, von weißer Maus ♀ und weißer Ratte ♂) [4]). Die Affinität zwischen artfremden Fortpflanzungszellen kann z. B. bei Seeigeleiern durch längeres Liegenlassen im Seewasser erleichtert werden [5]).

Hat nun doch eine Befruchtung durch artfremdes Sperma stattgefunden, so kann die Entwickelung des Kreuzungsproduktes verschieden weit gehen. Vielfach wird sie schon während der ersten Teilungen des Eies oder um die Zeit der Blastula- und Gastrulabildung — nach O. Hertwig eine besonders kritische Phase — oder in späteren Embryonal- oder Larvenstadien abgebrochen. Gewöhnlich treten außerdem allerlei Defekte und Unregelmäßigkeiten auf. Sicher spielt dabei die Unverträglichkeit der beiden interferierenden und konkurrierenden Kernsubstanzen, die disharmonische Idioplasmaverbindung (O. Hertwig) eine wichtige Rolle. Daneben können aber auch disharmonische Beziehungen zwischen den Entwickelungstendenzen der väterlichen Kernsubstanz einerseits und dem Eiplasma und Dotter andererseits in Frage kommen. So gehen bei manchen Fischkreuzungen die Embryonen offenbar zugrunde, weil der Bastardembryo, der eine mittlere Größe zwischen den Elternindividuen einzunehmen strebt, mit seinem Zirkulationssystem die von der mütterlichen Rasse übernommene große Dottermasse nicht zu bewältigen vermag [6]).

---

[1]) Kommen Artkreuzungen im Freien vor, so ist dies wohl immer durch irgendwelche Störungen der Lebensverhältnisse bedingt. So wird z. B. das verhältnismäßig häufige Auftreten des Rakelhuhns (s. oben S. 199) in Schweden damit in Zusammenhang gebracht, daß in diesem Land ein besonders starker Abschuß von Auerhähnen stattfindet und die Auerhennen daher häufig die Balzplätze der Birkhähne aufsuchen. Vgl. Naumann, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Bd. 6, S. 106, Anm. 3, S. 108.

[2]) Vgl. hierzu O. Hertwig, Zelle und Gewebe, Bd. 1, S. 241.

[3]) Auch durch künstliche Mittel kann die Abneigung überwunden werden. So wurde im Haustiergarten in Halle ein Zebrahengst dadurch zur Begattung mit einer Eselstute bewogen, daß dieser eine mit Streifen bemalte Decke aufgelegt wurde.

[4]) Vgl. Bunsow (Sportwelt 1909); Iwanoff, Biol. Centralbl., Bd. 23, 1903; Verh. VIII. Int. Zool.-Kongr. (1910) 1912.

[5]) Vgl. auch J. Loeb, Univ. Calif. Publ. (Phys.), Vol. 1, 1903; Vol. 2, 1904.

[6]) So bei der Kreuzung Gobius jozo ♂ × G. capito ♀, während bei der reziproken Kreuzung die kleinen Eier von G. jozo kein Entwickelungshindernis bilden. Vgl. G. u. P. Hertwig 1914, S. 81. Ähnlich bei Funduluskreuzungen (Newman, Journ. Exp. Zool., Vol. 5, 1908 und Bancroft, ebenda, Vol. 12, 1912).

Nach dem Vorgang von Günther Hertwig kann man alle derartigen defekten und früh absterbenden Kreuzungsprodukte als Dysnothi (δυς miß-, νόθος Bastard) bezeichnen, Baltzer nennt sie disharmonische Bastarde. Kommt die Entwickelung wirklich zum Abschluß, so sind die Produkte entweder unfruchtbar oder zeugungsfähig. Die ersteren können mit Poll als Steironothi (στεῖρος unfruchtbar), die letzteren als Tokonothi (τόκος fruchtbar) bezeichnet werden[1]).

Wie die Möglichkeit der erfolgreichen Paarung überhaupt, so hängt auch die Fähigkeit der Bastarde, sich ihrerseits fortzupflanzen, von dem Verwandtschaftsgrad der Eltern ab. Je entfernter sich die Eltern stehen, um so weniger fruchtbar sind die Bastarde, und jedenfalls gilt für das Tierreich, daß schon die Artbastarde im allgemeinen unfruchtbar sind[2]). So sind z. B. noch niemals Rakelhühner in Fortpflanzung beobachtet worden.

Daß hier auch individuelle Unterschiede in Betracht kommen, zeigen Beobachtungen von Kühn: von sieben Gayalhalbblutbullen erwies sich ein einziger (Gayal-Prättigauer) mit Kühen verschiedener Blutmischung als fruchtbar[3]). Auch das Maultier kann ausnahmsweise fruchtbar sein.

Über die eigentlichen Ursachen der Sterilität der Bastarde ist noch nichts Sicheres bekannt. Ich habe die Annahme ausgesprochen[4]), daß bei der Geschlechtszellenbildung der Bastarde infolge ungenügender Affinität oder sogar gegenseitiger Repulsion der väterlichen und mütterlichen Chromosomen die komplizierten Umordnungsverhältnisse, welche normalerweise die Reifungsprozesse einleiten, Störungen erfahren, und daß infolgedessen eine unvollkommene Ausbildung der Geschlechtszellen stattfindet. In der Tat konnte Federley[5]) bei Schmetterlingsbastarden beobachten, daß bei der Samenbildung die in den Prophasen der ersten Reifungsteilung stattfindende „Konjugation" der elterlichen Chromosomen (s. Kap. 33) ausfällt, und

---

[1]) Poll selbst (1907, S. 163; 1911a) nannte Tokonothi alle Mischlinge, deren Keimdrüsen dem mikroskopischen Befund zufolge reife Geschlechtszellen ausbilden, einerlei, ob sie vollständig fruchtbar, fakultativ (individuell) fruchtbar oder steril sind. Unter Steironothi verstand Poll solche, die niemals reife Eier oder Samenzellen ausbilden.

[2]) Nach Guyer (Biol. Bull., Vol. 16, 1909) sind bei den Vögeln die Art- und Gattungsbastarde (Fasanenbastarde, Perlhuhn × Haushuhn, Fasan × Haushuhn) größtenteils männlichen Geschlechts. Vielleicht wird durch die Fremdbefruchtung die konstruktive Seite des Stoffwechsels (Metabolismus) gehemmt und der Embryo schlechter ernährt, was möglicherweise die Entwickelung des männlichen Geschlechts begünstigt.

[3]) Vgl. S. v. Nathusius, Kühn-Archiv 1911. Ähnliches fand Poll bei Finkenbastarden.

[4]) Vgl. 1902 (s. Kap. 6, S. 61), S. 85; 1904, S. 202, 245.

[5]) Es handelt sich um Kreuzungen zwischen Pygaera- und solche zwischen Smeriathus-Arten. Ähnliches fand Doncaster (Journ. Genet., Vol. 1, 1911) bei Abraxas.

dies scheint auch bei Taubenbastarden[1]) und in etwas abweichender Form bei einigen Pflanzenbastarden[2]) der Fall zu sein. Andererseits haben Poll an Enten-, Finken- und Fasanenbastarden und Tischler an Pflanzenmischlingen[3]) gezeigt, daß die eigentliche Ursache der Sterilität der Bastarde nicht immer speziell in einer Repulsion der elterlichen Chromosomen liegen kann, daß vielmehr Hemmungserscheinungen allgemeiner Art auftreten können. Im Hoden kann sich die Hemmung auf das vollkommene Ausbleiben der zweiten oder beider Reifungsteilungen oder auch schon der Vermehrungserteilungen erstrecken, im hybriden Ovarium nimmt die normalerweise stattfindende Degeneration (Atresie) der Eifollikel einen stürmischeren Verlauf als im normalen und erstreckt sich bei total sterilen Weibchen auf sämtliche Follikel. Ähnliches gilt für Pflanzen. Welche inneren Ursachen diese Hemmungen bedingen, ist vollkommen unbekannt (Poll). Nach Jost und Tischler ist vielleicht an eine gegenseitige, erst bei der Keimzellenbildung des Bastardes zur Geltung kommende Giftwirkung der bei der Kreuzung vereinigten artfremden Gameten zu denken.

Sowohl bei sterilen, wie bei fruchtbaren Pflanzenbastarden wird vielfach ein „Luxurieren", d. h. ein kräftigeres Wachstum der vegetativen Organe (Ribes Gordonianum = R. aureum × sanguineum, Burbanks Walnußhybriden)[4]), seltener (z. B. beim Mais) eine größere Fruchtbarkeit als bei den Eltern beobachtet[5]). Auch bei Schmetterlingen (Federley), bei Salmoniden (Bachforelle × Seeforelle) sowie beim Menschen (Kreuzung großwüchsiger Indianer mit mittelgroßen französischen Ansiedlern)[6]) ist ein kräftigeres Wachstum der Bastarde beobachtet worden.

Alle bisher besprochenen Bastarde, die Dys-, Steiro- und Tokonothi, haben gemeinsam, daß an ihrer Entwickelung mütterliches und väterliches Idioplasma erwiesenermaßen beteiligt ist, wie zum Teil an der diploiden Chromosomenzahl, zum Teil an der Mischung der elterlichen Charaktere zu erkennen ist. G. Hertwig hat sie als wahre Bastarde, Orthonothi, zusammengefaßt und ihnen die falschen Bastarde[7]), Pseudonothi, gegenübergestellt. Auch hier wird die

[1]) Nach M. F. Guyer (Diss., Chicago 1900; vgl. Haecker 1904, S. 203) und G. Smith, Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. 58; 1912.

[2]) Gates, Bot. Gaz., Vol. 48, 1909 (Oenothera lata × O. gigas), Farmer u. Digby, Ann. Bot., Vol. 24, 1910 (Polypodium hybr.). Vgl. Baltzer 1917, S. 13.

[3]) Poll 1908, 1911 a; Tischler 1907; vgl. auch Himmelbaur, Jahrb. Hamb. Wiss. Anst., Bd. 29, 1911, S. 218.

[4]) Vgl. Tischler 1908, S. 113; Winkler, Handwb. Naturw., Bd. 3, S. 639.

[5]) East, Amer. Naturalist, Vol. 11, 1910.

[6]) Martin, Lehrb. Anthr., S. 226.

[7]) Als falsche Bastarde hat Millardet (Mém. Soc. Sc. phys. et nat. Bordeaux, T. 4 [4], 1894) Erdbeerenbastarde mit rein mütterlichen Eigenschaften bezeichnet (de Vries 1903, S. 31). Solche auch bei Rubus, Orchideen u. a. vorkommenden Bastardformen entstehen wahrscheinlich pseudogam (Focke), d. h. aus parthenogenetisch, nur auf den Bestäubungsreiz hin sich entwickelnden Eizellen (vgl. oben S. 74).

Eientwickelung durch das Fremdsperma ausgelöst, aber die väterliche Kernsubstanz vermag entweder nicht die Entwickelungsrichtung zu beeinflussen, trotzdem sie erhalten bleibt und an der Bildung der Embryonalkerne teilnimmt (Besamung von Echinideneiern mit Seelilien-[Antedon-]Sperma nach Godlewski), oder es wird ein Teil der väterlichen Chromosomen in frühen Entwickelungsstadien ausgeschaltet (Sphaerechinus ♂ × Strongylocentrotus ♀ nach Baltzer), oder es findet eine Elimination des gesamten väterlichen Chromatins statt (Echinideneier mit Mollusken- oder Annelidensperma besamt, nach Kupelwieser; einige Batrachierkreuzungen, z. B. Hyla ♂ × Bufo viridis ♀ nach G. Hertwig). Die Entwickelung verläuft in allen drei Fällen ausschließlich unter mütterlichem Einfluß und ist stets disharmonisch und unvollständig. Der Samenkern wirkt ähnlich wie die bei der künstlichen Parthenogenese angewandten Agenzien.

Wie G. Hertwig gezeigt hat, können bei Amphibien durch Radiumbestrahlung des Spermas die Entwickelungsbedingungen fremdbefruchteter Keime verbessert werden, so daß z. B. bei der Kreuzung Rana fusca ♂ mit R. esculenta ♀ oder Bufo vulgaris ♀ wirklich Larven erzielt werden, während die Entwickelung ohne Bestrahlung schon frühzeitig, etwa im Blastularstadium (Pflüger, Born) stehen bleibt. Dies ist so zu erklären, daß im letzteren Falle die disharmonische Idioplasmaverbindung einen störenden Einfluß ausübt, während im Falle der Radiumbestrahlung das geschädigte Sperma die Eier nur noch zur Entwickelung anregt, dann aber eliminiert wird, so daß die Schäden der disharmonischen Verbindung wegfallen.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 21.

Ackermann, R., Tierbastarde. Kassel 1898. (Zusammenstellung der bis Ende des 19. Jahrh. bekannten Tierbastarde.)

Baltzer, F., 1910, s. Kap. 7, S. 76.

—, Über d. Entw. u. Vererbung bei Bastardierung. Verh. Schweiz. Nat. Ges. (99. Vers.), Zürich 1917.

Darwin, Ch., Das Variieren usw., 1868. Siehe Kap. 2, S. 16.

Federley, H., Das Verh. d. Chromos. b. d. Spermatogenese d. Schmett. Pygaera usw. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 9, 1913. Ferner: Öfversigt Finsk. Vet. Soc. Förh., Bd. 14, 1914; Bd. 16, 17, 1915; Bd. 18, 1916.

—, Ein Beitr. z. Kenntnis d. Spermatog. b. Mischlingen usw. Finska Vet. Soc. Förh., Bd. 16, 1914.

Haecker, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb., Suppl. VII, Jena 1904.

Herbst 1906—1912, s. Kap. 13, S. 131.

Hertwig, O. und R., Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jen. Zeitschr., Bd. 19, 1886.

Hertwig, O., Zelle und Gewebe, s. Kap. 20, S. 196, und Allg. Biologie, s. Kap. 3, S. 27.

—, Disharmonische Idioplasmaverbindungen. Scientia, Bd. 12, 1912.

Hertwig, G. und P., Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Arch. mikr. Anat., Bd. 84, II, 1914.

Hertwig, G., Kreuzungsversuche an Amphibien. Arch. mikr. Anat., Bd. 91, 1918.

Kölreuter, J. G., Vorläuf. Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betr. Vers. und Beob. 1761. (Ostwalds Klassiker Nr. 41.)

Lang, A., Die exp. Vererbungslehre. Jena 1914.

Morgan, Th. H., Exp. Zoologie. Übersetzt von L. u. H. Rhumbler. Berlin und Leipzig 1909.
Poll, H. und Tiefensee, W., Mischlingsstudien und die Histologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Sitzungsber. d. Ges. Naturf. Frd., Berlin 1907.
Poll, H., Mischlingsstudien. III. Ebenda 1908. IV. Verh. Anat. Ges. 1910. V. und VI. Arch. mikr. Anat., Bd. 77 u. 78, 1911.
—, Mischlingskunde, Ähnlichkeitsforschung, Verwandtschaftslehre. Arch. Rass. Ges. Biol. 1911 (1911a).
Standfuß, M., 1896, 1905, s. Kap. 16, S. 162.
Tischler, G., Weit. Untersuch. über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 25, 1907.
—, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellf., Bd. 1, 1908.
—, 1915, s. Kap. 9, S. 96.
Vries, H. de, Die Mutationstheorie. Bd. 2. Elementare Bastardlehre. Leipzig 1903.
—, Über doppeltreziproke Bastarde usw. Biol. Centralbl., Bd. 31, 1911.

Zweiundzwanzigstes Kapitel.

Mendelsche Bastardierungs- oder Vererbungsregeln.

Wie bereits erwähnt wurde, ist die Bastardierungsforschung zu Beginn des 20. Jahrhunderts durch die Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln in neue Bahnen geleitet worden.

In den 60er Jahren des letzten Jahrhunderts hatte der Augustinerpater und nachmalige Prälat Gregor Mendel in Brünn ausgedehnte Untersuchungen über Pflanzenkreuzungen, insbesondere über die Bastardierung von Erbsenrassen angestellt und ist dabei zu einer Anzahl von Ergebnissen gelangt, welche für die Vererbungslehre von fundamentaler Bedeutung sind. Mendels Mitteilungen sind in einer nicht allgemein zugänglichen Zeitschrift, in den Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn, niedergelegt worden [1]) und waren daher, obwohl sie in Fockes „Pflanzenmischlingen" erwähnt wurden und obwohl Mendel einen ausführlichen Briefwechsel mit Nägeli unterhielt [2]), der Beachtung und Würdigung durch die wissenschaftliche Welt entgangen.

Erst im Jahre 1900 ist durch gleichzeitige Veröffentlichungen von de Vries, Correns und Tschermak, welche unabhängig voneinander und zunächst, ohne Mendels Entdeckungen zu kennen, zu den gleichen Ergebnissen wie dieser gelangt waren [3]), die Aufmerksamkeit der Biologen auf diese Verhältnisse und auf die Verdienste Mendels gelenkt worden. Außer den genannten drei Botanikern, denen vor allem noch E. Baur und Nilsson-Ehle anzureihen sind, haben dann hauptsächlich das englische, unter der Leitung Batesons

[1]) Die erste bzw. die erste und zweite Abhandlung Mendels sind in der Zeitschrift Flora 1901, sowie in Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaft (s. Lit.-Verz.) abgedruckt worden. Eine englische Übersetzung findet sich als Anhang in Batesons Buche.

[2]) Herausgegeben durch Correns, 1905 (s. Lit.-Verz.). Über die Gründe, weshalb Nägeli den Entdeckungen Mendels keine weitere Beachtung geschenkt hat, vgl. Correns, ebenda, S. 189, und Bateson 1909, S. 54.

[3]) Sehr nahe waren den tatsächlichen Ergebnissen Mendels A. Seton und J. Goß (beider Mitteilungen in den Proc. Horticult. Soc. im Geburtsjahre Mendels, 1822, erschienen) bei Erbsenkreuzungen (vgl. auch Moewes, Natur. Woch., Bd. 12, 1913, S. 541) und W. Haacke (Gestaltung und Vererbung, Leipzig 1893, und Arch. Entw.-Mech., Bd. 21, 1909) bei Mäusekreuzungen gekommen.

stehende Evolution Committee, die Amerikaner Castle und Davenport, letzterer als Leiter der Carnegie-Station für experimentelle Entwickelungslehre in Cold Spring Harbour auf Rhode Island, ferner Cuénot in Nancy und A. Lang in Zürich die ersten tatsächlichen und theoretischen Grundlagen des „Mendelismus" geliefert, und seither haben zahlreiche botanische und zoologische Forscher sich mit dem Gegenstand beschäftigt und die Mendelsche Vererbungslehre zu einem der fruchtbarsten, die weitesten Perspektiven eröffnenden Zweige der Biologie ausgestaltet.

Die Ergebnisse der Mendelforschung gipfeln, wie wir jetzt sagen können, in der Aufstellung von drei speziell bei Rassenkreuzungen in weitem Umfang gültigen Vererbungsregeln und einer Erklärungshypothese.

Die **erste Regel** oder **Uniformitätsregel** [1]) kann bezeichnet werden als die von der Gleichheit **der F_1-Bastarde**, d. h. der Individuen der ersten, aus der Kreuzung zweier elterlicher Rassen hervorgegangenen Nachkommengeneration, der ersten filialen oder F_1-Generation [2]).

Man hatte eine Zeitlang, nach dem Vorgang von Correns [3]), als erste Regel die „Prävalenzregel" angenommen, wonach von zwei einander korrespondierenden (antagonistischen oder, nach Batesons Vorschlag, allelomorphen) Merkmalen der beiden Stammformen (z. B. Pigmentierung und Pigmentlosigkeit) in der F_1-Generation das eine (in unserem Fall die Pigmentierung) „dominiert" oder „prävaliert", d. h. ausschließlich zum Vorschein kommt, während das andere, das rezessive, in dieser Generation latent bleibt. Es hat sich indessen sehr bald herausgestellt, daß eine solche ausschließliche Dominanz oder Prävalenz des einen Merkmals in der ersten Generation nur einen Spezialfall darstellt, und daß als Regel für die erste Generation nur ihre Uniformität gelten kann.

Es können nun, wie gleich hier angeführt werden soll, drei verschiedene Fälle auftreten:

a) Die F_1-Bastarde sind intermediär, d. h. sie stellen hinsichtlich des antagonistischen Merkmalpaares eine Zwischenform zwischen den beiden Stammrassen dar. Dieser Typus (Mais- oder Zea-Typus) [4]) ist namentlich bei Pflanzen sehr weit verbreitet. Wird z. B. eine weiß blühende Rasse der Wunderblume, Mirabilis Jalapa, mit einer rot blühenden Rasse gekreuzt, so sind die F_1-Bastarde durchweg rosa (Fig. 90 und 92, links, F_1).

---

[1]) Vgl. A. Lang 1909, S. 34.

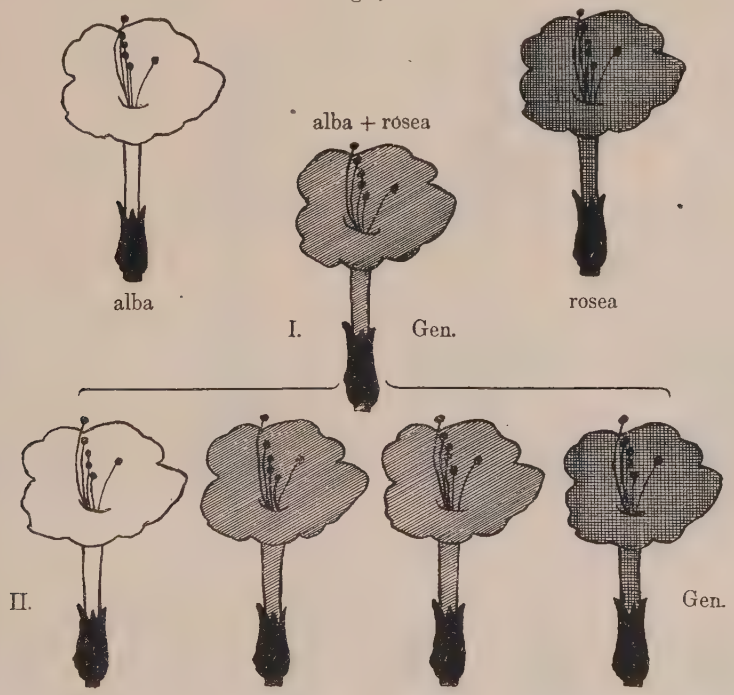
[2]) Die Terminologie der F_1-, F_2-Bastarde usw. stammt von Bateson (Bateson und Saunders 1902). Die elterliche Generation wird als parentale oder P-Generation bezeichnet.

[3]) 1900. (Über Levk.)

[4]) Diese Bezeichnung (Correns 1901, S. 80; 1901a, S. 212) bezieht sich auf Beobachtungen beim Mais und ist nicht ohne weiteres einleuchtend (blaue × gelbe Kleberschicht des Endosperms gibt violett!). Besser wäre: Mirabilis-Typus.

b) Die F_1-Bastarde sind einseitig, d. h. von den antagonistischen Merkmalen ist das eine, das „dominante", alleinherrschend, während das andere, das „rezessive", nicht zum Vorschein kommt (vom dominanten Merkmal in der äußeren Erscheinung vollständig verdeckt wird). So dominiert die violett-rote Blütenfarbe der Erbse über die weiße (daher nach Correns: Erbsen- oder Pisum-Typus), ferner die Einfarbigkeit der Garten- und Hainschnecke (Helix hortensis und nemoralis) über die Fünfbänderzeichnung und die braune

Fig. 90.



Mendelsche Vererbung bei Mirabilis Jalapa. Nach Correns.

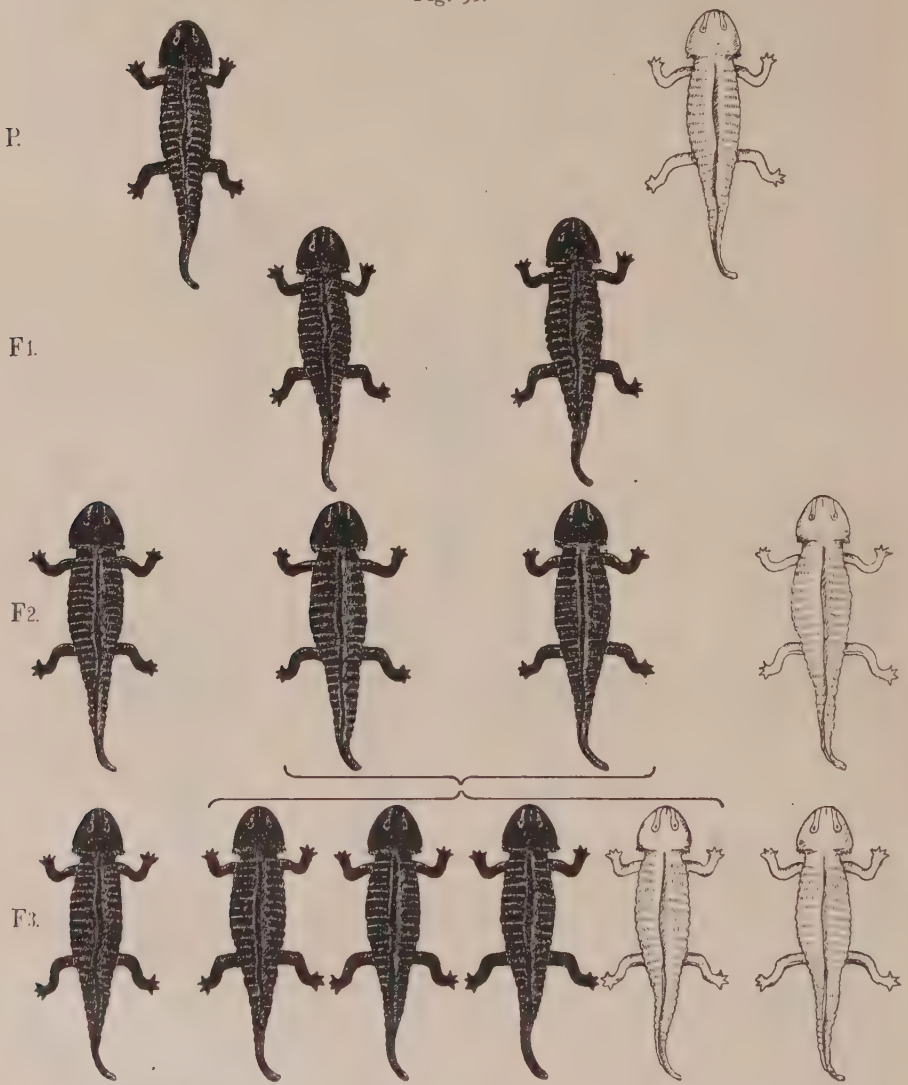
Farbe der Vollblutpferde über die Fuchsfarbe. Ebenso geben schwarze und weiße Axolotl (Amblystoma) ausschließlich schwarze (im Larvenzustande barschartig gebänderte) F_1-Nachkommen (Fig. 91 und 92, rechts, F_1). Als Zeichen für die Dominanz und Rezessivität sind die mathematischen Zeichen $>$ und $<$ gut zu verwenden, z. B. schwarz $>$ weiß, fuchsfarbig $<$ braun [1]).

c) Die F_1-Bastarde zeigen einen neuen (bei keiner der Stammformen sichtbaren), speziell einen atavistischen

[1]) Lies: schwarz dominiert über weiß (stärker als weiß), fuchsfarbig rezessiv gegen braun. Auch Lang (Zeitschr. ind. Abst., Bd. 4, S. 41, 1910) hat diese Zeichen in Vorschlag gebracht.

Charakter, bilden ein Kreuzungsnovum[1]). Z. B. treten bei manchen Kaninchenkreuzungen (z. B. Holländer-♂ × Black-and-tan-♀)

Fig. 91.



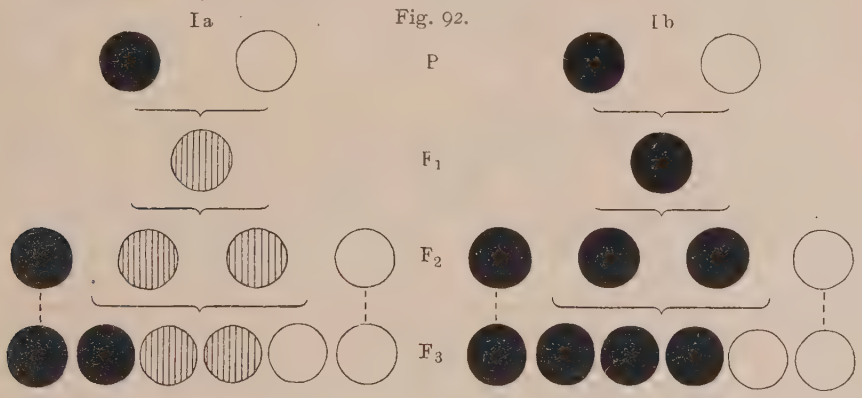
Mendelsche Vererbung beim Axolotl (Amblystoma).

in der F_1-Generation weiße Abzeichen auf, während bei Kreuzung der albinotischen Hausmaus mit der schwarz und weiß gescheckten japanischen Tanzmausrasse ausschließlich graue (wildfarbige) F_1-Bastarde

[1]) Vgl. Tschermak 1904.

entstehen, also Rückschlag auf die Stammform erfolgt. Ebenso zeigen bei Kreuzung zweier weiß blühender Rassen der großblumigen oder spanischen Wicke (Lathyrus odoratus), die sich im übrigen durch die Beschaffenheit des Pollens unterscheiden, die F_1-Nachkommen die Purpurfarbe der in Sizilien wild vorkommenden Stammform.

Die **zweite Mendelsche Regel,** die mit Correns als **Spaltungsregel** bezeichnet werden kann, bezieht sich auf die Individuen der zweiten Nachkommengeneration, auf die F_2-Bastarde. Nach dieser Regel kommen, wenn die F_1-Bastarde untereinander gepaart werden, bzw. wenn Selbstbestäubung erfolgt, bei ihren Nachkommen, den F_2-Bastarden, beide elterlichen Charaktere wieder zum Vorschein, und zwar sind sie in einem ganz bestimmten Zahlenverhältnisse



Schema der Mendelschen Vererbung.

P Parentale, F_1, F_2, F_3 erste, zweite, dritte filiale Generation. Ia Typus mit intermediärer, Ib Typus mit rein dominierender F_1-Generation.

auf die F_2-Individuen verteilt. Es findet also eine „Aufspaltung" oder, wie man im Falle b) sagen kann, ein „alternierendes" Auftreten der in den F_1-Bastarden verbundenen Anlagen statt.

Entsprechend den drei oben erwähnten Fällen ist nun das Verhalten der F_2-Generation ein verschiedenes:

Im Falle a) findet sich bei 25 Proz. aller F_2-Individuen der eine der beiden korrespondierenden Charaktere (A), bei 25 Proz. der andere (B), bei 50 Proz. der intermediäre Charakter (J). Es besteht also das Zahlenverhältnis $A : J : B = 25 : 50 : 25$ oder $1 : 2 : 1$ (Fig. 92, links, F_2), z. B. bei der besprochenen Mirabilis-Kreuzung 1 rot : 2 rosa : 1 weiß (Fig. 90).

Im Falle b) kommen auf 75 Proz. dominierende F_2-Individuen 25 Proz. rezessive. Es herrscht demnach das Zahlenverhältnis $D : R = 3 : 1$ (Fig. 91 und 92, rechts, F_2).

Im Falle c) treten besondere Zahlenverhältnisse hervor, indem neben den elterlichen Charakteren auch die „Kreuzungsnova" der

F_1-Generation und eventuell noch andere Typen zum Vorschein kommen. Sehr häufig findet sich das Zahlenverhältnis 9:3:4, auf welches später noch näher eingegangen werden soll. So ergibt die Kreuzung rosa blühende Zuckererbse × weiß blühende Erbse eine purpurne (violett-rote) F_1-Generation und in F_2 das Verhältnis 9 purpurn : 3 rosa : 4 weiß [1]). Bei der oben erwähnten Lathyrus-Kreuzung weist die F_2-Generation das Verhältnis 27 purpurn : 9 rot : 28 weiß auf.

Es sei gleich hier erwähnt, daß die tatsächlich zur Beobachtung kommenden Zahlenverhältnisse in der Regel sehr genau mit den hier angeführten einfachen Relationen übereinstimmen. So fand z. B. Correns bei der Kreuzung einer Erbsenrasse mit gelbem und einer solchen mit grünem Keim in der F_2-Generation 619 gelbe und 206 grüne Individuen, und ich selbst erhielt bei meinen Kreuzungen zwischen schwarzen und weißen Axolotln in einem Falle das Verhältnis 573:191 (also genau 3:1), in einem anderen 672:218 (statt 667,5 : 222,5).

Auch in den folgenden Generationen bestehen regelmäßige Zahlenverhältnisse. Speziell im Falle a) (Fig. 92, links, F_3) ergibt sich bei Inzucht bzw. Selbstbestäubung der vier Lose, daß die beiden äußeren Gruppen, bei welchen die stammelterlichen Merkmale wiederkehren, jeweils nur Nachkommen ihresgleichen erzeugen („rein zeugen" [2]), breed true), während die Nachkommen der beiden intermediären Gruppen abermals das Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1 erkennen lassen. Entsprechend findet man im Falle b) (Fig. 92, rechts, F_3), daß von den drei Losen, welche äußerlich nur den dominierenden Charakter zum Vorschein bringen, das eine, also der vierte Teil aller F_2-Individuen, bei Inzucht oder Selbstbestäubung ausschließlich Nachkommen mit dem dominierenden Charakter hervorbringt, während die Nachkommen der beiden anderen Lose den dominanten und rezessiven Charakter im Zahlenverhältnis 3:1 aufweisen. Die Individuen des vierten, rezessiven Loses erzeugen wieder nur rezessive Nachkommen.

Um die regelmäßigen Zahlenverhältnisse zu erklären, hat schon Mendel eine Erklärungs- oder Zusatzhypothese aufgestellt, die als **Hypothese von der Reinheit der Gameten** bezeichnet werden kann. Nach dieser Hypothese tritt, wenn der F_1-Bastard Geschlechtszellen oder Gameten bildet, in den Fällen a) und b) eine Spaltung der bei der ursprünglichen Bastardbefruchtung miteinander vereinigten, den äußeren Eigenschaften zugrunde liegenden Anlagen auf, derart, daß die Hälfte der Gameten jedes einzelnen Bastard-Individuums nur noch

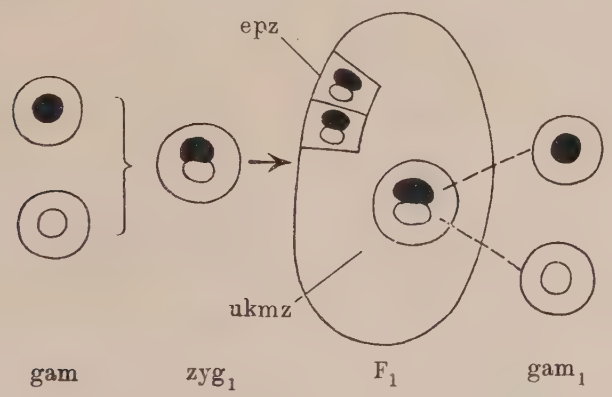
[1]) Tschermak 1904, sowie Beih. z. Bot. Centralbl. 1904 u. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 7, 1912, S. 135. Tschermak nennt die purpurne Rasse „rot". Zur Bezeichnung der Farben vgl. H. Tedin, Hereditas, Bd. 1, Lund 1920, Taf. I.

[2]) Wie man vielleicht besser an Stelle des Ausdrucks „rein zieht" oder „rein züchtet" sagt.

die Anlage für den einen, die andere Hälfte nur noch die Anlage für den korrespondierenden Charakter enthält.

Nehmen wir im besonderen an, es läge der Fall b) vor und es mögen bei einer Bastardbefruchtung eine Gamete mit der Anlage der dominierenden Eigenschaft, z. B. Schwarz, oder kurz gesagt: mit der dominierenden schwarzen Anlage, und eine solche mit einer rezessiven weißen Anlage zusammentreten (Fig. 93, *gam*). Es bildet sich also ein befruchteter Keim, eine Zygote (zyg_1), in welcher die schwarze und weiße Anlage miteinander vereinigt sind. In dem jungen F_1-Organismus (F_1), welcher aus der Zygote hervorgeht, werden die sämtlichen Zellen, z. B. alle Epidermiszellen (*epz*), beide Anlagen enthalten und, da in unserem Falle eine vollkommene Dominanz der schwarzen Anlage vorliegt, ausschließlich den schwarzen Charakter

Fig. 93.



Spaltung der Anlagen in der F_1-Generation.

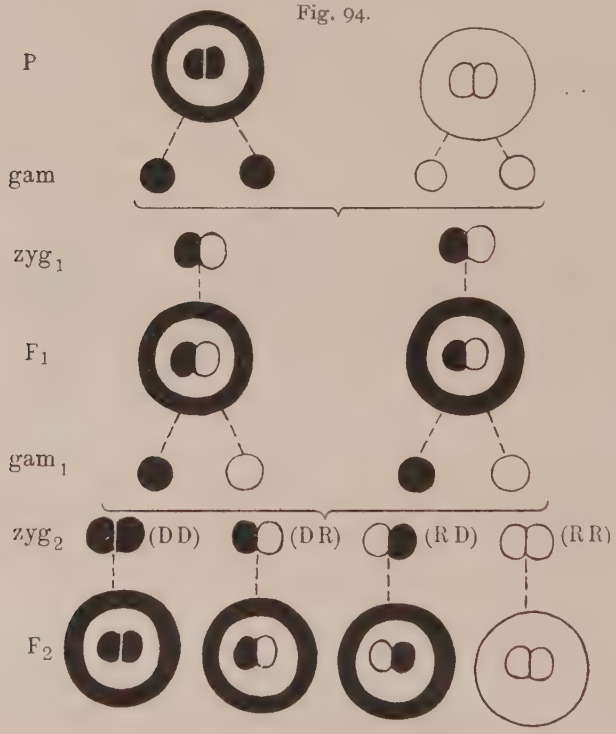
äußerlich zur Schau tragen. Auch die Urkeimzellen (*ukmz*) und wohl auch die folgenden Keimzellengenerationen werden noch beide Anlagen beherbergen, bei der Bildung der definitiven Keimzellen (gam_1) jedoch wird der Hypothese zufolge eine Spaltung in der vorhin erwähnten Weise erfolgen, derart, daß die beiden Anlagen auseinandergehen und die fertigen Keimzellen jeweils nur noch eine von ihnen einschließen. Es ist wie ein „Abschied zwischen zwei Personen, welche eine Zeitlang nebeneinander denselben Weg gegangen sind und welche sich jetzt eine andere Gesellschaft aufsuchen wollen“ (de Vries). Die Gameten sind also „rein“ mit Bezug auf die eine Anlage.

Diese Hypothese von der Reinheit der Gameten erklärt in der Tat die Zahlenverhältnisse in einfachster Weise. Wenn nämlich z. B. im Falle b) bei der Geschlechtszellenbildung der F_1-Bastarde (Fig. 94, F_1) tatsächlich jeweils 50 Proz. der Gameten

mit der Anlage der dominierenden Eigenschaft 𝔇 [1]) oder kurz gesagt: mit der dominierenden Anlage *D*, z. B. mit der Anlage für Schwarz, und 50 Proz. mit der rezessiven *R*, z. B. mit der für Weiß, ausgestattet werden (Fig. 94, gam_1), so ergeben sich offenbar bezüglich der Zygotenbildung viererlei Kombinationsmöglichkeiten. Es können sich vereinigen (Fig. 94, zyg_2):

eine schwarze Samenzelle *D* mit einer schwarzen Eizelle $D = DD$,
„ schwarze „ *D* „ „ weißen „ $R = DR$,
„ weiße „ *R* „ „ schwarzen „ $D = RD$,
„ weiße „ *R* „ „ weißen „ $R = RR$.

Fig. 94.



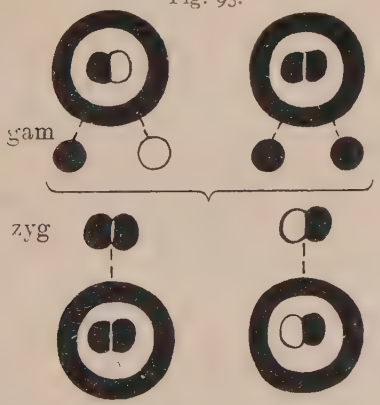
Spaltung der Anlagen in der F_1-Generation.

Aus den Zygoten der ersten Sorte *DD* müssen „**homozygote**" Individuen hervorgehen, d. h. solche, welche mit nur einerlei Anlage, und zwar speziell mit der dominierenden, schwarzen ausgestattet sind und demgemäß selbstverständlich den schwarzen Charakter zur Entfaltung bringen; ebenso entwickeln sich die Zygoten der vierten Sorte *RR* zu homozygoten Individuen, welche ausschließlich die

[1]) Es empfiehlt sich, die alten Bezeichnungen *D* und *R* für die in den Keimzellen befindlichen Anlagen, dagegen die fettgedruckten deutschen Buchstaben 𝔇 und 𝔑 für die Eigenschaften selbst anzuwenden.

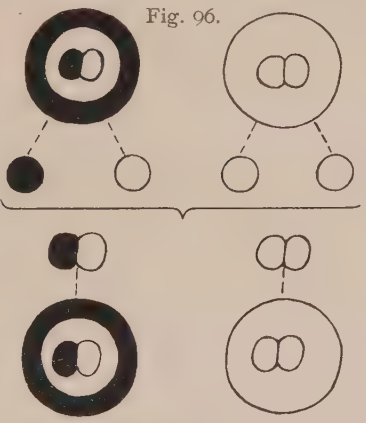
rezessive weiße Anlage enthalten und daher weiß sind. Aus den Zygoten der zweiten und dritten Sorte dagegen, DR und RD, entstehen „**heterozygote**“ Individuen, welche, wie die F_1-Bastarde, zweierlei Anlagen in sich beherbergen und, wenn Schwarz vollkommen dominant ist, äußerlich nur den schwarzen Charakter zur Entfaltung bringen. Vom Boden unserer Hypothese aus wird man also erwarten dürfen, daß von den vier Gruppen im ganzen drei die schwarze und nur eine die weiße Farbe zeigen. Nun weisen in der Tat die F_2-Bastarde im Falle b) dieses Verhältnis auf, und so ist die Hypothese von der Reinheit der Gameten offenbar geeignet, für das

Fig. 95.



Rückkreuzung des Bastards mit der dominierenden Stammform.

Fig. 96.



Rückkreuzung mit der rezessiven Stammform.

Zustandekommen der Proportion 3 : 1 eine ausreichende Erklärung zu geben.

Ähnlich liegen die Verhältnisse im Falle a), wie ohne weiteres ersichtlich ist.

Eine Art Probe für die Richtigkeit der Hypothese bilden die Rückkreuzungen der F_1-Bastarde mit den beiden Stammformen. Wird im Falle b) der heterozygote F_1-Bastard mit der dominierenden Stammform gekreuzt, so werden, wie das Schema Fig. 95 ohne weiteres zeigt, nach unserer Hypothese nur zweierlei Zygoten entstehen, es werden sich also die Nachkommen aus 50 Proz. Heterozygoten und 50 Proz. dominanten Homozygoten zusammensetzen. Bei Rückkreuzung mit der rezessiven Stammform (Fig. 96) können ebenfalls nur zweierlei Sorten von Zygoten gebildet werden: 50 Proz. der Individuen müssen Heterozygoten sein, 50 Proz. dagegen rein rezessive Homozygoten, die bei Inzucht oder Selbstbestäubung auch wieder nur rezessive Individuen liefern.

In der Tat entsprechen die wirklichen Ergebnisse der Rückkreuzungen den theoretischen Erwartungen, so daß also die Hypothese von der Reinheit der Gameten eine wertvolle Stütze zu erhalten scheint.

So lieferte z. B. der (heterozygote) braune Vollbluthengst Persimmon zusammen mit 52 (rezessiv homozygoten) Fuchsstuten 32 Fuchs- und 25 Braunfohlen, sein Bruder Florizel II mit 67 Fuchsstuten 29 Fuchs- und 38 Braunfohlen [1]). Die Summen 61 und 63 kommen in der Tat dem Verhältnis 50 : 50 sehr nahe.

Gleich hier soll bemerkt werden, daß die eben besprochenen Schemata für die Rückkreuzung bei der Frage, inwieweit beim Menschen mendelnde Merkmale vorkommen, eine große Rolle spielen.

In den beiden ersten Regeln war zunächst von dem Zusammentreffen und der erblichen Selbständigkeit zweier korrespondierender Merkmale, d. h. zweier verschiedener Erscheinungsformen oder Varianten derselben Körpereigenschaft die Rede, ohne Rücksicht darauf, ob die Bastarde eigentliche Monohybriden (de Vries) sind, d. h. von Eltern abstammen, die sich tatsächlich nur in bezug auf die eine Eigenschaft unterscheiden, oder ob die Stammrassen auch noch in anderen Eigenschaften verschieden sind. Die weitgehende Selbständigkeit in dem erblichen Verhalten der Rassenmerkmale kommt nun aber nicht bloß in der Aufspaltung korrespondierender Varianten derselben Körpereigenschaft, sondern auch darin zum Vorschein, daß auch nicht-korrespondierende Merkmale, die sich auf verschiedene Körperteile und Körperverhältnisse beziehen, beim Durchgang durch die aufeinanderfolgenden Generationen sich gegenseitig nicht beeinflussen, sondern ganz unabhängig voneinander in bestimmten Zahlenverhältnissen auf die Nachkommen verteilt werden. Kurz gesagt: unterscheiden sich die beiden miteinander gekreuzten Stammformen durch zwei oder mehrere Eigenschaften (z. B. in der Farbe der Kotyledonen und in der Farbe der Blüten) [2]), sind also die Kreuzungen dihybrid oder polyhybrid (de Vries), so gilt die **dritte Mendelsche Regel** oder **Unabhängigkeitsregel**, wonach sich die einzelnen Eigenschaften bzw. Merkmalspaare mit Bezug auf die Spaltungserscheinungen unabhängig voneinander verhalten. Sind speziell die Eltern in zwei Merkmalspaaren verschieden, und besteht in bezug auf beide ein strenges Dominanzverhältnis (Fall b), so zeigen 75 Proz. der F_2-Individuen das dominierende ($\mathfrak{D}_1$), 25 Proz. das rezessive Merkmal des einen Paares ($\mathfrak{R}_1$), und ganz unabhängig von dieser Verteilung zeigen 75 Proz. der nämlichen F_2-Nachkommenschaft das dominierende ($\mathfrak{D}_2$), 25 Proz. das rezessive Merkmal des zweiten Paares ($\mathfrak{R}_2$). Infolgedessen entstehen vier Gruppen von Individuen im Zahlenverhältnisse $9\,\mathfrak{D}_1\mathfrak{D}_2 : 3\,\mathfrak{D}_1\mathfrak{R}_2 : 3\,\mathfrak{D}_2\mathfrak{R}_1 : 1\,\mathfrak{R}_1\mathfrak{R}_2$.

Auch für diese Zahlenverhältnisse liefert unsere Zusatzhypothese von der Reinheit der Gameten eine befriedigende Erklärung. Die beiden Merkmalspaare mögen (mit Rücksicht auf später Auszuführendes) mit $A—a$, $B—b$ bezeichnet werden (wobei die großen Buchstaben die dominierenden, die kleinen die rezessiven Merkmale darstellen), und zwar mögen beide dominierenden Merkmale (A, B) der einen,

[1]) R. Bunsow, Sportwelt 1910.
[2]) Correns 1901, S. 73.

beide rezessiven (a, b) der anderen Stammrasse angehören. Der Bastard $AB \times ab$ oder, wie man zu schreiben pflegt, $Aa \,.\, Bb$ liefert dann sowohl im männlichen wie im weiblichen Geschlecht je viererlei Gameten:

$$AB\,♂,\ Ab\,♂,\ aB\,♂,\ ab\,♂ \ —\ AB\,♀,\ Ab\,♀,\ aB\,♀,\ ab\,♀.$$

Durch Befruchtung werden 16 verschiedene Zygoten gebildet:

AB AB	AB Ab	AB aB	AB ab
Ab AB	Ab Ab	Ab aB	Ab ab
aB AB	aB Ab	aB aB	aB ab
ab AB	ab Ab	ab aB	ab ab

In diesen 16 Zygoten sind die Merkmale in 9 verschiedenen Kombinationen enthalten (nämlich einmal die Kombination $AABB$, zweimal $AABb$ usw.). Äußerlich werden aber infolge der Dominanz von $\mathfrak{A}$ und $\mathfrak{B}$ nur viererlei F_2-Bastarde zu unterscheiden sein, und zwar im Verhältnis $\mathfrak{AB} : \mathfrak{Ab} : \mathfrak{aB} : \mathfrak{ab} = 9 : 3 : 3 : 1$.

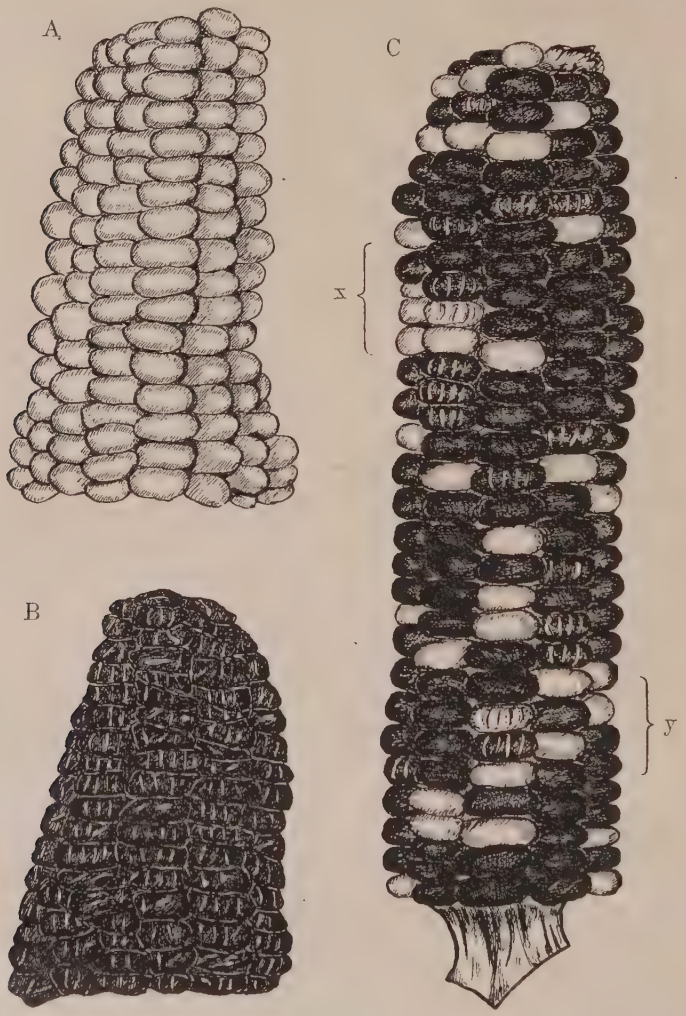
Ein klares zoologisches Beispiel für eine dihybride Kreuzung ist unter anderem von Lang angegeben worden[1]). Wird ein Exemplar der reinen gelben, ungebänderten Varietät der Hainschnecke (Helix nemoralis) mit einem Exemplar der reinen roten, einbänderigen Rasse gekreuzt, so sind die F_1-Nachkommen, da rot $>$ gelb und Bänderlosigkeit $>$ Bänderung, uniform-rot und ungebändert. In der F_2-Generation dagegen erscheinen vier Typen (rote ungebänderte, rote gebänderte, gelbe ungebänderte und gelbe gebänderte) im Zahlenverhältnis 9:3:3:1.

Besonders berühmt sind die von Correns untersuchten Maisbastarde (Fig. 97). Dabei ist eine interessante Komplikation zu beachten. Es handelt sich nämlich nicht um Eigenschaften des Bastardembryos oder der Bastardpflanze selbst, sondern um solche des „Bastard-Endosperms", das, wie wir sahen (S. 75 mit Fig. 47; S. 172), von einer Kopulation des einen generativen Kernes des Pollenkorns mit dem sekundären Embryosackkern, also einem Verwandten des Eizellenkernes, seinen Ausgang nimmt, also eine Xenie oder eine

[1]) Vgl. Lang 1909.

Art Zwillingsbruder des Embryos darstellt. Die in Frage stehenden Eigenschaften sind nämlich die durch die Schale durchscheinende Farbe der Kleberschicht (Merkmalspaar blau-gelb) und die chemische Be-

Fig. 97.



Maiskreuzungen nach Correns.

A und B Elternformen. C F_2-Generation. Bei x und y liegen alle vier Sorten von Körnern übereinander.

schaffenheit des Reservematerials im eigentlichen Endosperm (Stärke, Zucker).

Kreuzt man nun eine gelbe Rasse mit stärkehaltigen, in trockenem Zustande glatten Körnern mit einer blauen Rasse mit zucker-

haltigen Körnern, welche beim Trocknen ihr Wasser verlieren und daher runzlig werden, so sind die Körner der F_1-Kolben blau-glatt, während in der F_2-Generation an den einzelnen Maiskolben viererlei Körner auftreten, nämlich blaue-glatte, blaue-runzlige, gelbe-glatte, gelbe-runzlige, und zwar, da blau > gelb, glatt > runzlig, im Zahlenverhältnis von 9:3:3:1 [1]).

Wird speziell die Rasse alba mit glatten, gelblichweißen Körnern (Fig. 97, A) mit dem Pollen der Rasse coeruleo-dulcis mit runzligen, blauen Körnern (Fig. 97, B) bestäubt, so zeigt der F_1-Bastard eine vollkommene Dominanz von „glatt" und eine in diesem Falle allerdings unvollständige Dominanz von „blau" (nur etwa die Hälfte der Körner ist stärker oder schwächer blau gefärbt). Die reziproke Kreuzung coeruleo-dulcis ♀ × alba ♂ ergibt ebenfalls F_1-Bastarde mit dominierendem „glatt" und „blau" [2]). In der F_2-Generation zeigen die verschiedenen Individuen, nämlich die einzelnen Körner jedes Kolbens, im Verhältnis 9:3:3:1 die Kombinationen glatt-blau, glatt-gelb, runzlig-blau, runzlig-gelb (Fig. 97, C).

Auch bei dihybriden Kreuzungen werden sehr genaue, den theoretischen Werten nahekommende Zahlenverhältnisse gefunden. So fand z. B. Correns bei einer dihybriden Maiskreuzung in der F_2-Generation die Zahlen 565, 191, 176, 68, also fast die erwarteten Werte 562,5, 187,5, 187,5 und 62,5.

Bei trihybriden Kreuzungen, wenn es sich also um drei Merkmalspaare Aa, Bb, Cc handelt (wobei $A > a$, $B > b$, $C > c$), würde der F_1-Bastard das Aussehen ABC besitzen und in der F_2-Generation werden acht äußerlich unterscheidbare Typen in folgendem Verhältnis auftreten:

$$27\,ABC : 9\,aBC : 9\,AbC : 9\,ABc : 3\,Abc : 3\,aBc : 3\,abC : 1\,abc.$$

Daß tatsächlich auch bei trihybriden Kreuzungen eine Spaltung der Merkmale und ihre Neukombination nach den verschiedensten Richtungen stattfindet, ist durch verschiedene Beobachtungen erwiesen worden. So liefern z. B. Italienerhühner mit einfach gezacktem Kamm, normaler Zehenzahl und gelben Beinen und Dorkings mit „Rosenkamm", überzähliger Zehe und weißen Beinen zusammen eine Nachkommenschaft, welche in der F_2-Generation die genannten Merkmale

[1]) Vgl. Correns 1901, 1905, sowie Haecker, Wandtaf. z. allg. Biol., Serie C, Nr. 3 (die Zeichnungen der Wandtafeln sind von Frl. Marian Mülberger).

[2]) In der F_1-Generation können ausnahmsweise auch Mosaikbildungen, sei es in der Form (nur eine Hälfte des Korns ist gerunzelt), sei es in der Farbe (blau- und gelbfleckig), auftreten. Wie diese entstehen, ist unbekannt. Man hat sie auf eine unabhängige Entwickelung des sekundären Embryosackkerns und des mit ihm normalerweise kopulierenden zweiten generativen Kerns (Correns, Webber), auf vegetative Spaltungsprozesse (S. 174) innerhalb des Endosperms (East u. Hayes) oder auf eine somatische Mutation, d. h. auf eine mutative Abänderung eines der ersten Endospermkerne (Emerson) zurückzuführen versucht. Vgl. R. A. Emerson, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 14, 1915, S. 241. Über rotgestreifte Körner (variegata-Form) vgl. Emerson, Amer. Nat., Vol. 48, 1914.

in den verschiedensten Kombinationen aufweist, z. B. Vögel mit einfachem Kamm, Extrazehe und weißen Beinen oder solche mit Rosenkamm, normaler Zehenzahl und gelben Beinen [1]). Ein anderes, besonders instruktives Beispiel bieten die Meerschweinchen dar [2]). Kreuzt man ein rotes, kurzhaariges, glatthaariges Meerschweinchen reiner Rasse (Fig. 98, B) mit einem weißen, lang-(angora-)haarigen, rosettenhaarigen

Fig. 98.

Kombination der Merkmale beim Meerschweinchen. Nach Castle.

A Langhaariges, rosettenhaariges, albinotisches ♂. B Kurzhaariges, glattes, rotes ♀. C Kurzhaariges, rosettenhaariges, albinotisches ♂. D Kurzhaariges, rosettenhaariges, schwarzrotes ♂.

(bei welchem die Haare rosettenförmig um bestimmte, meist symmetrisch gelegene Punkte angeordnet sind, Fig. 98, A), so erscheinen entsprechend dem Verhältnis rot $>$ weiß, kurzhaarig $>$ langhaarig, rosettenhaarig $>$ glatthaarig bei den Nachkommen die verschiedensten Kombinationen. Die F_1-Bastarde sind rot, kurzhaarig, rosettenhaarig (Fig. 98, D), in der F_2-Generation treten auch die übrigen Kombinationen, z. B. weiße, kurzhaarige, rosettenhaarige Individuen (Fig. 98, C) auf.

[1]) Vgl. Bateson u. Saunders 1902, S. 110. Vgl. auch Kap. 23.
[2]) Castle 1905.

Bezüglich der Literatur vgl. Literaturverzeichnis 23.

Dreiundzwanzigstes Kapitel.

Verbreitung des Mendelschen (alternativen) Vererbungsmodus.

Es fragt sich nunmehr, für welche Merkmale hat die Mendelsche oder, wie man mit Rücksicht auf das alternierende Auftreten der Charaktere in der F_2-Generation auch sagt, die alternative Vererbungsweise Gültigkeit?

Zunächst ist zu sagen, daß mindestens ein sehr großer Teil der erblichen Rassenmerkmale nach diesem Modus vererbt wird, und daß vor allem für die Färbungs- und Zeichnungscharaktere seine weitgehende Gültigkeit nachgewiesen werden konnte.

Insbesondere steht fest, daß bei Tieren auf der einen Seite Pigmentierung der Haut und Hautgebilde, auf der anderen Seite vollständiger Pigmentmangel oder echter Albinismus, bei welchem Haut, Hautgebilde und Augen keine Spur von Pigment zeigen und die Augen rot erscheinen[1]), sich als „mendelnde" Merkmale verhalten und daß bei ihrem Zusammentreffen die Pigmentierung stets über Pigmentlosigkeit dominiert. Dies gilt z. B. für alle Nager (Kaninchen, Meerschweinchen, Ratten, Mäuse) und wohl auch für die schwarze Menschenrasse (Kap. 31).

Das nämliche trifft im ganzen für den unvollständigen Albinismus oder Albinoidismus[2]) zu, bei welchem Auge, Haut und Hautgebilde eine stark abgeschwächte Pigmentierung aufweisen. Bald ist das Auge pigmentiert, während Haut und Haare unpigmentiert sind (Leukodermie der Rambouilletschafe), bald zeigen die peripheren Körperstellen eine schwächere oder stärkere Pigmentierung, während nur der Augenhintergrund (Akromelanismus der hellen Axolotl) oder auch die Iris (Himalayakaninchen) pigmentfrei sind, bald ist das Haarkleid blaß gefärbt (crême-, isabellfarben), während die Augen, wie bei den echten Albinos, pigmentlos sind und rot erscheinen (z. B. die in der Farbe an Milchkaffee oder Champagner erinnernde „Champagne"-Rasse der Mäuse[3]).

---

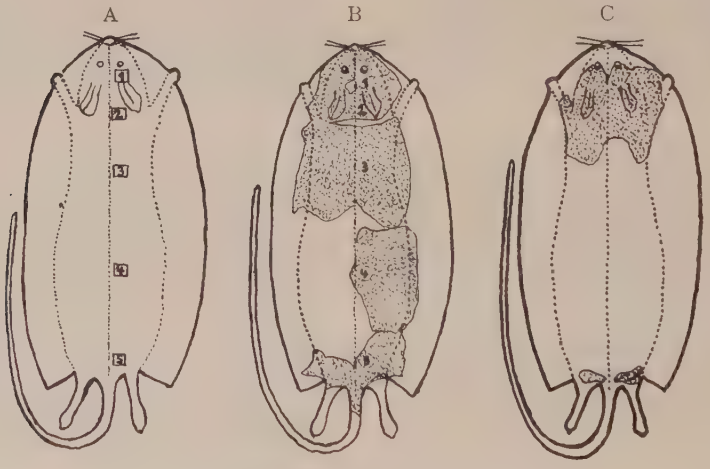
[1]) Infolge Reflexion des roten Lichtes in den Gefäßen besonders der Chorioidea.

[2]) Phän., S. 124 ff.

[3]) Lang 1914, S. 527. Hierher gehört auch eine Pferderasse, nämlich die echten, rotäugigen Isabellen, die bis vor etwa 30 Jahren in Herrenhausen (Hannover) gezogen wurden. Über ihr Verhalten bei der Vererbung ist aus der Literatur nichts Sicheres zu entnehmen. Gewöhnliche (schwarzäugige) Isabellen scheinen der „gelben" Mäuserasse zu entsprechen (Walther 1912; Lang, S. 766, 767).

Weniger klar sind im ganzen die Erblichkeitsverhältnisse des partiellen Albinismus (Scheckung, Weißbuntheit, Mosaikzeichnung). Auch hier sind verschiedene Typen zu unterscheiden, die großenteils als Speziell- bzw. Extremfälle des großfleckigen, über den ganzen Körper verbreiteten und gewöhnlich schlechtweg als Scheckung bezeichneten Farbenmusters erscheinen. Wie zuerst für die Mäuse (Allen) und Meerschweinchen (Castle) nachgewiesen werden konnte, zeigt die scheinbar ganz willkürliche Farbenverteilung der eigentlichen Schecken gewisse Regelmäßigkeiten, insofern bei stärkeren Entpigmentierungsgraden die Farbe sich an bestimmten, symmetrisch gelegenen Hautstellen verhältnismäßig zähe forterhält. So sind bei Mäusen Wangen-, Nacken-, Schulter-, Seiten- und Kreuzzentren zu

Fig. 99.



Metameroid gescheckte Mäuse nach G. M. Allen.

unterscheiden (Fig. 99, A, B, 1–5). Da die Anordnung dieser Pigment-Rückzugszentren an die metamere Gliederung erinnert, so kann sie als metameroide Scheckung bezeichnet werden. Je nachdem nun einzelne Pigmentierungsfelder miteinander verschmolzen oder andererseits vollkommen verschwunden sind, entstehen eine ganze Anzahl von erblichen, für bestimmte Haustierrassen charakteristische, aber gelegentlich auch sonst auftretende Zeichnungstypen: z. B. die dreiteilige Scheckung des bunten Niederungsrindes, die Gürtelzeichnung bei Rindern und Ziegen (Vorder- und Hinterkörper farbig, Mitte weiß), die Holländerzeichnung der Kaninchen (Kopfseiten, Ohren, Hinterrumpf farbig, sonst weiß) und die ihr nahestehende sparsame Plattenscheckung der Terriers, die Schwarzköpfigkeit mancher Schafrassen, der schon oben erwähnte Akromelanismus der Himalayakaninchen u. a. Bei einigen Säugern, besonders Nagern, sind auch der Akroleuzismus — „weiße Abzeichen“ an peripher gelegenen Körperstellen: Stirn, Nase, Ohren-

spitzen, Ende der Extremitäten, Schwanzspitze — und der Leuzismus (weißes Haarkleid bei dunkler Haut- und Augenfarbe) mit der metameroiden Scheckung gewissermaßen als Extreme verbunden, bei anderen nehmen sie eine mehr selbständige Stellung ein.

Für fast alle diese Zeichnungstypen (nur für die Terriers fehlen Angaben) konnte ein im großen ganzen mendelndes Verhalten beim Zusammentreffen mit Einfarbigkeit nachgewiesen werden, doch sind meistens Unregelmäßigkeiten — Variabilität der Heterozygoten, abweichende Zahlen in der F_2-Generation u. a. — zu beobachten. So verhalten sich die metameroide Scheckung der Mäuse[1]) und die Holländerzeichnung der Kaninchen gegenüber der Einfarbigkeit im allgemeinen als rezessive Merkmale, aber im ersten Fall ist die Variabilität der F_2- (Allen, Morgan), im letzteren Fall schon die der F_1-Tiere (Hurst) eine beträchtliche. Auch bei der Kreuzung von schwarzköpfigen Somalischafen mit weißen Merinos, sowie von schwarzen, akroleuzistischen Berkshires mit weißen, deutschen Landschweinen zeigen die Nachkommen verschiedene Abstufungen der metameroiden Scheckung[2]), ein weiterer Hinweis auf die engen ursächlichen Beziehungen zwischen den verschiedenen Färbungstypen. Unsicher sind im ganzen die Erblichkeitsverhältnisse der weißen Abzeichen. Vielfach, z. B. bei manchen Kaninchenkreuzungen, scheinen sie nicht auf besonderen Erbeinheiten zu beruhen, sondern als Folge einer durch die Kreuzung herbeigeführten geringfügigen Erschütterung des Keimplasmas fakultativ zum Vorschein zu kommen[3]).

Selten zeigt sich, wie z. B. beim Leuzismus der Schimmel (Leukotrichie), eine reine und ausnahmslose Dominanz gegenüber der Vollpigmentierung.

Ähnliche Verschiedenheiten finden sich bei Hühnern und Tauben. Bei Kreuzung weißer Italiener mit indischen Kämpfern ist die weiße Farbe dominant, doch sind schon die F_1-Tiere leicht gefleckt und die F_2-Generation sehr variabel. In anderen Fällen ist Weiß rezessiv gegen Pigmentierung und bei Kreuzung solcher weißer Tiere mit den ebenfalls rezessiv-weißen Seidenhühnern schlagen die F_1-Tiere auf die Bankiva-Farbe zurück[4]). Bei Taubenkreuzungen, z. B. bei Verbindung schwarzer Barbtauben mit weißen Pfauentauben, dominiert Farbe über Weiß, doch sind die F_1-Tiere meistens etwas weißscheckig und in der F_2-Generation treten u. a. weiße Tiere mit einigen farbigen Federn auf[5]).

Was nun die einzelnen Farben und ihr gegenseitiges Verhalten anbelangt, so dominiert fast allgemein die „Wildfarbe", d. h. die meist graue oder graubraune Anpassungsfarbe, die durch regelmäßige

[1]) Vgl. hierzu Lang 1914, S. 515, und Plate, Arch. Entw.-Mech., Bd. 44, 1918.
[2]) H. Henseler, 23. Flugschr. D. Ges. Zücht. Berlin 1913.
[3]) Haecker, Phän., S. 148.
[4]) Rep. Evol. Comm. III, S. 19.
[5]) Staples-Browne 1908, 1912; Bonhote u. Smalley 1911; Doncaster 1912.

Anordnung der verschiedenen Pigmente im einzelnen Haar zustande kommt, über die einfachen Farben, die als „Verlustmutanten" (Defektmutationen) bei domestizierten und gelegentlich auch bei freilebenden Tieren auftreten (schwarz, schokoladenbraun, gelb). Bei den Kreuzungsversuchen, die mit verschiedenen Nagern angestellt wurden, hat sich dies Verhältnis fast allgemein herausgestellt, nur bei den Mäusen gilt gelb > grau[1]). Bezüglich der verschiedenen einfachen Farben bestehen wieder spezifische Unterschiede: für Mäuse gilt die Relation gelb (> grau) > schwarz > schokoladenbraun, für Kaninchen und Meerschweinchen schwarz > gelb, für Meerschweinchen auch schwarz > schokoladenfarbig[2]). Für die englischen Rennpferde ließ sich an der Hand der Stutbücher nachweisen, daß Dunkelbraune (schwarzes Pigment über den ganzen Körper verbreitet) und Braune (nur Mähne, Schweif und Füße schwarz) über Füchse dominieren, und spätere, an englischem, deutschem und amerikanischem Material ausgeführte Untersuchungen ergaben, daß für die Pferdefarben im allgemeinen die Reihe gilt[3]): eigentliche (veränderliche) Schimmelfarbe (grey) > Falbfarbe (dun) > dunkelbraun (brown) > hellbraun (bay) > Rappfarbe (black) > Fuchsfarbe (chestnut). Die durch Mischung weißer und farbiger Haare hervorgerufene Sprenkelung der Rot- und Blauschimmel (Dauerschimmel nach Lang, roan) dominiert bei Pferden über Einfarbigkeit[4]), während beim Shorthorn-Rind die „Schimmelung" als ein nicht-konstanter Intermediärtypus bei den Kreuzungen rot × weiß und rotscheckig × weiß auftritt[5]).

Über die Vererbung des durch einseitige Ausbildung entweder der Melanine oder der roten und gelben Lipochrome hervorgerufenen Schizochroismus der Vögel (V. Haecker, Jahresh. Ver. Naturk. Württ. 1908, S. 364) ist wenig bekannt. Beim Kanarienvogel ist Gelb rezessiv gegenüber der durch die braunen Melanine beeinflußten Grün- und Braunfärbung (Noorduyn, Davenport, Miss Durham; s. Phän., S. 109).

Auch für den Färbungs- und Zeichnungscharakter der Wirbellosen ist vielfach ein mendelndes Verhalten nachweisbar. Berühmt sind Langs Kreuzungen zwischen gebänderten (typischer Weise fünfbänderigen) und ungebänderten Varietäten der Garten- und Hainschnecke (Helix [Tachea] hortensis und nemoralis). Wie teilweise

[1]) Über gelbe Mäuse vgl. Castle, Sci., N. S., Vol. 24, 1906; Castle u. Little, ebenda, Vol. 32, 1910, über Ratten Morgan, Amer. Natur., Vol. 43, 1909.

[2]) Castle, l. c. Bei Kaninchen ist reines Schokoladenbraun nicht bekannt.

[3]) Nach Crampe, Hurst (Proc. R. Soc., Vol. 77, B, 1906); J. Wilson, (Scient. Proc. R. Dubl. Soc. 1910, 1913); Bunsow (Vollblutzucht u. Biol. Sportwelt 1910); A. R. Walther 1912, E. N. Wentworth (Zeitschr. ind. Abst., Bd. 11, 1914); Ö. Winge (ebenda, Bd. 24, 1920) u. a. Vgl. auch Lang 1914, S. 747 ff.

[4]) Nach J. Wilson, l. c., A. H. Sturtevant (Journ. Genet., Vol. 2, 1912), Wentworth, l. c.

[5]) Vgl. besonders A. R. Walther, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 10, 1913, sowie Lloyd-Jones u. Evvard, Agr. Stat. Jowa, Bull. 30, 1919 (Ref.: Zeitschr. ind. Abst., Bd. 21, 1919).

schon erwähnt, dominiert Rot bei beiden Arten über Gelb, Einfarbigkeit über Bänderung, eine geringere Bänderzahl vielfach über eine größere[1]). Beim Seidenspinner (Bombyx mori) dominiert „Streifung" der Raupen (mit schwarzen intersegmentalen Querbändern) über Weiß; weiße Kokonfarbe ist bei okzidentalen Rassen dominant über Gelb, bei chinesischen und japanischen Zuchten meist rezessiv[2]). Bei Schmetterlingen dominiert Melanismus in der Regel über helle Farbe, so besonders beim Birkenspanner (Amphidasis betularius)[3]) und beim Rotbuchenspinner oder Nagelfleck (Aglia tau).

Bezüglich des letzteren liegen sehr interessante Kreuzungen von Standfuß vor[4]). Die helle Normalform von Aglia tau (Fig. 100, A) ist rezessiv gegenüber den beiden melanistischen Varietäten (Mutationen) fere-nigra mit stark pigmentierter Randbinde (Fig. 100, B) und melaina mit mehr gleichmäßiger Verdunkelung (Fig. 100, C)[5]). Wird nun ein heterozygotes fere-nigra-Individuum mit einem ebensolchen melaina-Individuum gekreuzt, so erscheinen unter den Nachkommen vier Typen, nämlich außer der hellen Aglia tau normal und den beiden Melanisten fere-nigra und melaina noch eine neue Form weismanni, welche zuweilen einen intermediären Typus repräsentiert, in der Regel aber eine Addition des Pigmentes der beiden Mutationen, also eine annähernde Verdoppelung der Verdunkelung erkennen läßt (Fig. 100, D). Bezeichnet man die homozygoten Individuen von Aglia tau normal, fere-nigra und melaina bzw. mit AA, BB und CC, die F_1-Tiere mit $B(A)$ und $C(A)$ (wobei durch die Einklammerung der rezessive Charakter von A angedeutet ist), so sind in der Tat nach der Formel

$$\underbrace{\underbrace{BB \times AA}_{B(A)} \qquad \underbrace{CC \times AA}_{C(A)}}$$

25 Proz. BC	25 Proz. $B(A)$	25 Proz. $C(A)$	25 Proz. AA
(weismanni)	(fere-nigra, heterozyg.)	(melaina, heterozyg.)	(normal, homozyg.)

vier verschiedene Zygoten zu erwarten, unter denen BC offenbar der neuen Form weismanni entspricht.

In den Standfußschen Zuchten waren bei den heterozygoten und homozygoten melanistischen Weibchen (besonders der fere-nigra-Form) dann und wann

[1]) Vgl. besonders Lang 1908, S. 53. Von besonderem Interesse ist, daß Tüpfelbändrigkeit (d. h. Auflösung der Bänder in Tüpfelreihen, ähnlich der Zeichnung mancher Viverren) × Verschmelzung der Bänder zu breiten Binden einen quergestreiften Intermediärtypus gibt (1912, S. 269, Fig. E).

[2]) R. Toyama, Bull. Agr. Coll. Imp. Un. Tokyo, Vol. 7, 1908, und Zeitschr. ind. Abst., Bd. 7, 1912, sowie Y. Tanaka, Journ. Coll. Agr. Sapporo, Vol. 7, 1916.

[3]) Vgl. besonders W. Bowater, Journ. Gen., Vol. 3, 1913—1914, und M. W. Gerschler, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 13, 1915.

[4]) Standfuß 1910, sowie Ét. Lépidopt. Oberthur, Fasc. 10, und Mitt. Schweiz. entom. Ges., Bd. 12, 1914. Zur Deutung vgl. Plate (Arch. Rass.- u. Ges.-Biol., 7. Jahrg., 1910, S. 678).

[5]) fere-nigra fliegt in einem großen Teil von Mitteleuropa, melaina ist bisher nur in Steyer in Oberösterreich nachgewiesen worden.

in den Flügeln die lichten Schuppen der weiblichen Normalform eingesprengt und umgekehrt waren normal-gefärbte (rezessiv-homozygote) Weibchen mit Gruppen dunkler Schuppen „infiziert“[1]).

Bezüglich der Erblichkeitsverhältnisse der verschiedenen Zeichnungsformen polymorpher Schmetterlinge, insbesondere der Papilioniden mit mehreren Weibchenformen, sei auf Kap. 25 verwiesen.

Neben der Färbung sind es hauptsächlich die Hautgebilde, welche vielfach in sehr klarer Weise die Mendelsche Vererbung

Fig. 100.

A

B

Weibchen von Aglia tau. Nach Standfuß.

A Normalform. B Mut. fere-nigra.

erkennen lassen. So verhalten sich der Angoracharakter (Angorismus), d. h. das lange, seidenweiche Haar bei Kaninchen, Meerschweinchen (Fig. 98, A) und Katzen, und die Langhaarigkeit der Neufundländerhunde gegenüber dem normalen, kurzhaarigen Typus rezessiv, während die rosettenförmige Anordnung der Haare bei Meerschweinchen (Fig. 98, A, C und D) sich gegenüber der normalen glatten Haarbeschaffenheit als dominierend erweist.

[1]) 1910, S. 160. Vgl. Mitt. Schweiz. entom. Ges., Bd. 12, 1914, S. 51.

Die bocharischen Fettschwanz- oder Karakulschafe sind die Produzenten des unter dem Namen „Persianer“ hochgeschätzten Lammvließes. Charakteristisch ist für die neugeborenen Lämmer, daß die schwarzen Haarlocken in Form kurzer, flach aufliegender Spiralen polsterförmige Knäuel bilden. Nun hatte Darwin angegeben, daß die Karakulschafe ihren Haarcharakter verlieren, wenn sie aus ihrer Heimat (Karakul in der Nähe von Buchara, etwa 200 m hoch) nach Persien oder in andere Gegenden entfernt werden. Liegt hier eine direkte Wirkung des Klimas oder eine Folge der Blutmischung vor? (Castle, Sci., N. S., Vol. 18, 1903). Eine endgültige Antwort ist noch nicht möglich. Bekannt ist nur, daß bei Kreuzung mit anderen

Fig. 100.

C

D

Weibchen von Aglia tau. Nach Standfuß.

C Mut. melaina. D Mut. weismanni.

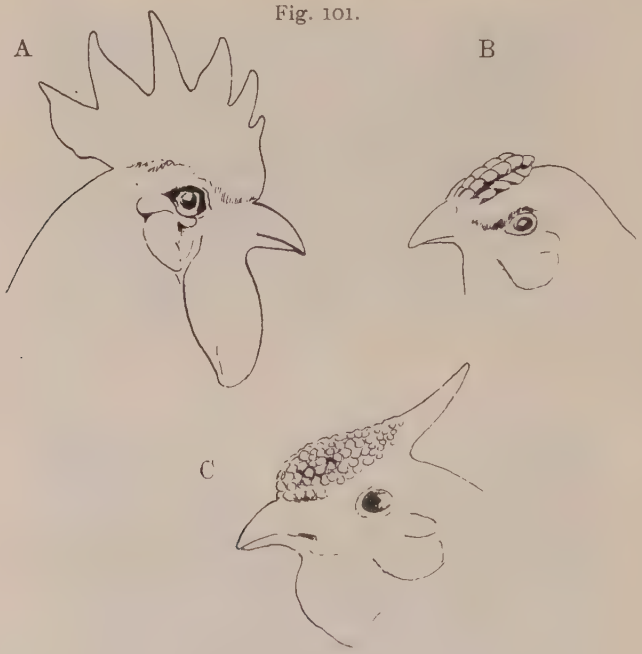
Rassen (Rambouillets, Zackelschafen) keine klare Spaltungsverhältnisse hervortreten und daß schon in F_1 eine große Variabilität besteht (Adametz 1917).

Sehr genaue Angaben existieren über die Erblichkeit verschiedener morphologischer Merkmale der Hühnerrassen[1]). Die dunenähnlichen

[1]) Vgl. namentlich Bateson und Saunders 1902, Davenport 1906, 1910. Zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte dieser Merkmale vgl. Haecker, Phän., S. 73ff. Über Haubenhühner vgl. B. Klatt (Zool. Anz., Bd. 36, 1910; Sitzungsber. d. Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1911).

Federn des japanischen Seidenhuhns verhalten sich bei Kreuzungen gegenüber der normalen Federnbeschaffenheit rezessiv, die zurückgekämmten des Strupphuhns dominant. Ferner sind der „Erbsenkamm“ (erbsenförmige Tuberkeln in drei Längsreihen angeordnet, Fig. 101, B) und der „Rosenkamm“ (zahlreiche papillenförmige Erhebungen, welche zusammen eine dreieckige Platte bilden, Fig. 101. C) gegenüber dem hohen, einfach gezackten Kamm, z. B. der Italiener (Fig. 101, A), dominierend. Auch die Haube der Houdans und polnischen Hühner und die bei den gleichen Rassen auftretende,

Fig. 101.



Kammformen. Nach Thomson.
A Einfach gezackter Kamm. B Erbsenkamm. C Rosenkamm.

als Kopf- oder Cerebralhernie bezeichnete domartige Aufwölbung des Schädeldachs bilden mendelnde Merkmale, die gegenüber dem normalen Verhalten dominieren und in F_2 typische Zahlenverhältnisse liefern, jedoch bedürfen die Korrelationsverhältnisse weiterer Aufklärung.

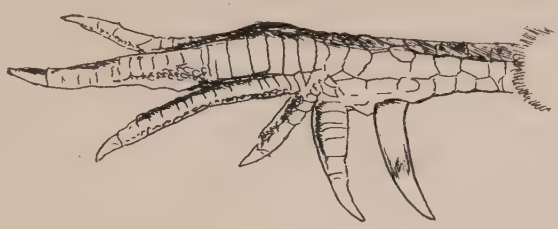
Bezüglich der Hörner wurde festgestellt, daß die Hornlosigkeit der Aberdeen-Angus- und Galloway-Rinder gegenüber der Hornbildung der Shorthorns dominierend ist[1]), während sich bei der Kreuzung hornloser Suffolkschafe mit gehörnten Dorsets die Horn-

[1]) Vgl. Bateson u. Saunders 1902; Spillmann, Sci., N. S., Vol. 23, 1906.

losigkeit nur im weiblichen Geschlecht als dominant, im männlichen Geschlecht als rezessiv erweist[1]).

Die Verkümmerung des Schwanzes bei der Katze von Man kann unter gewissen Voraussetzungen als ein (unvollständig) dominierender Charakter gegenüber dem normalen Schwanz[2]) gedeutet werden. Auch die Erblichkeitsverhältnisse des Krummschwanzes der Karakulschafe (Adametz 1917), der Kurzschwänzigkeit der Mäuse (Lang 1912) und der Schwanzlosigkeit des Kaulhuhns (Davenport 1909) sind nicht klar. In allen diesen Fällen sind schon die F_1-Bastarde variabel, fügen sich also nicht der Uniformitätsregel.

Fig. 102.



Überzählige Zehe eines Houdan-Hahnes. Unterhalb des Sporns die doppelte Hinterzehe. Nach Davenport.

Dasselbe gilt für die Polydaktylie (Verdoppelung der Hinterzehe), die bei Dorkings, Houdans (Fig. 102) und Seidenhühnern als Rassenmerkmal vorkommt: auch hier sind bei Kreuzungen mit normalzehigen Rassen große Variabilität in F_1 und F_2 und unübersichtliche Zahlenverhältnisse zu beobachten (Davenport 1909). Ganz ähnliches trifft auch für die Polydaktylie der Meerschweinchen zu (Castle, Carneg. Inst. Publ., Vol. 49, 1906).

Das Tanzen der japanischen Mäuse, ein erblicher Drehschwindel, dessen Ätiologie noch nicht vollkommen sicher steht[3]) und der unabhängig von einem bestimmten Farbenkleid auftreten kann, scheint ein rezessiver Charakter zu sein, der aber in der F_2-Generation nicht bei einem vollen Viertel der Individuen zutage tritt[4]).

Bei Pflanzen sind u. a. folgende Merkmalspaare festgestellt worden:

Wie bei den Tieren trifft auch bei den Pflanzen die Regel zu, daß Färbung über Pigmentlosigkeit dominiert. Speziell gilt dies in den meisten Fällen für die auf der Anthocyanfärbung des Zellsaftes beruhenden roten, blauen und purpurnen Blütenfarben, welche dominant sind gegenüber der weißen Blütenfarbe (vgl. die Mirabilis- und Erbsenkreuzungen, S. 208 und 209)[5]). Andererseits ist die gelbe, durch die Anwesenheit gelber Chromoplasten (Plastiden) bedingte

---

[1]) Wood 1905; Arkell u. Davenport, Sci., N. S., Vol. 35, 1912; Castle, ebenda. Vgl. Lang 1914, S. 866.

[2]) Vgl. Groß, Biol. Centralbl., Bd. 26, 1906, S. 511; Bateson 1909, S. 34; Lang 1914, S. 738.

[3]) Siehe besonders T. Kuyper, Die funkt. u. hirnanatom. Befunde bei der jap. Tanzmaus. Rotterdam (van Hampel) 1913. 4^0. Vgl. mein Ref. i. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 21, 1919, S. 57.

[4]) Darbishire 1904; Hammerschlag (zitiert bei Plate, Vererbungsl., S. 123); Droogleever Fortuijn (Inaug.-Diss., Amsterdam 1911, zitiert bei Kuyper, l. c.).

[5]) Eine Ausnahme bilden gewisse weiße Rassen von Primula sinensis. Vgl. Bateson 1909, S. 105.

Blütenfarbe rezessiv gegenüber der auf der Anwesenheit weißer Chromoplasten (Leukoplasten) beruhenden Farblosigkeit, so bei den Levkojen (Matthiola), bei der großblumigen Wicke (Lathyrus) usw.[1]).

Bei eigentlicher Buntblättrigkeit (Fleckung, Streifung, Panaschierung, variegata-Form) treten wechselnde Verhältnisse auf[2]). Bei Lunaria (Mondviole) folgt das albomarginata-, bei Mirabilis-Kreuzungen das chlorina-Merkmal (durch geringe Mengen der Blattfarbstoffe gekennzeichnet) dem Erbsentypus (Correns, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 1, 1908/09), bei Antirrhinum das aurea-Merkmal (die Blätter enthalten nur den gelben Farbstoff) dem Mirabilis-Typus (Baur, ebenda). Rote Herbstverfärbung dominiert bei der Rebe über die gelbe (Rasmuson, l. c.).

Was die Samenfarbe anbelangt, so verhalten sich nach Correns beim Mais das Blau und Nichtblau der Kleberschicht und ebenso die gelbe und weiße Farbe des übrigen Endosperms wie antagonistische Merkmale (Fig. 97). Bei keimenden Erbsen dominiert, wie schon Mendel fand, die gelbe Farbe der Cotyledonen über die grüne[3]). Chlorophyllmangel (Albinismus) der Getreidekeimlinge ist ein rezessives Merkmal[4]).

Bei den Erbsen dominiert ferner die runde Beschaffenheit der Samen über die gerunzelte, während die großen, länglichen und einfachen Stärkekörner, welche in runden, und die kleinen verschieden geformten und zusammengesetzten Körner, welche in gerunzelten Samen vorkommen, eine intermediäre F_1-Form bilden[5]). Nach Correns sind ferner beim Mais die glattkörnigen Rassen, bei welchen die Körner infolge des Stärkegehaltes des Endosperms glatt und voll bleiben, dominierend gegenüber denjenigen Rassen, deren Körner infolge des Zuckergehaltes des Endosperms beim Trocknen runzlig werden (Fig. 97).

Die haarige Beschaffenheit der Blätter und Früchte dominiert vielfach über die glatte[6]), bei der Brennessel (Urtica) die stark gesägte Form der Blätter (U. pilulifera) über die schwach gesägte (U. dodartii), beim Weizen die Bartlosigkeit der Ähren über die bärtige Form, bei Erbsen und großblumigen Wicken (Lathyrus) dominiert endlich hoher Wuchs über Zwergwuchs[7]).

[1]) Vgl. Bateson 1909, S. 134.

[2]) Correns, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 1, 1908/09, u. 2, 1909 (Mirabilis), sowie Sitzungsber. Pr. Ak. Wiss. 1919, XXXIV (Capsella); Baur, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 1, 1908/9 (Pelargonium); Rasmuson, ebenda, Bd. 17, 1916 (Reben). Vgl. auch Emerson, Amer. Natur., Vol. 48, 1914 (rotgefleckte Maiskolben).

[3]) Über Ausnahmen vgl. O. E. White, Amer. Natur., Vol. 50, 1916.

[4]) Nilsson-Ehle, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 9, 1913.

[5]) Vgl. Correns 1900; Tschermak 1900; Gregory, The new Phytol., Vol. 2, 1903; Darbishire, Proc. R. Soc., Vol. 80, B, 1908; H. Kappert, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 13, 1915; O. White, Proc. Am. Soc., Vol. 56, 1917.

[6]) Über kompliziertere Verhältnisse bei Levkojen vgl. E. R. Saunders, Journ. Gen., Vol. 5, 1915/16.

[7]) Vgl. hierzu O. White, Mem. Torrey Bot. Club, Vol. 17, 1918 (Ref. in Zeitschr. ind. Abst., Bd. 24, 1920, S. 100).

Auch bei einigen rein physiologischen Charakteren wurde der alternative Vererbungsmodus festgestellt, so beim Bilsenkraut (Hyoscyamus) die Zweijährigkeit als dominierend über Einjährigkeit[1]) und beim Weizen Frühreife als unvollständig dominierend gegenüber der Spätreife[2]). Ferner dominiert beim Getreide in einigen Fällen Empfänglichkeit für Gelbrost über Immunität[3]), Immunität gegen tierische Parasiten (Haferälchen, Heterodera Schachti) gegen Nicht-Immunität[4]), bei Mirabilis Frosthärte über geringe Kältefestigkeit[5]).

Bei Mirabilis vererbt sich eine im gruppenweisen Absterben von Palissadenzellen sich äußernde konstitutionelle (nicht-infektiöse) Krankheit (Sordago) bei Kreuzung der befallenen, an den Blättern hellbraun gesprenkelten Pflanzen mit typisch grünen Rassen, und zwar als rezessiver Charakter streng nach dem Mendelschen Schema, vergleichbar mit manchen Stoffwechselanomalien des Menschen[6]).

Aus dem Gebiet der Thallophyten liegen Beobachtungen von Burgeff bei der Mucorinee Phycomyces nitens vor. Bei Kreuzung zweier Rassen, die sich durch Eigentümlichkeiten der Sporangien unterscheiden, entstehen aus den einkernigen Sporen (haploide) Myzelien, welche deutliche Spaltung zeigen.

Der Mendelsche Vererbungsmodus gilt, wie erwähnt, für sehr zahlreiche Rassenmerkmale, und so war man im Anfang zu der Annahme geneigt, daß die Mendelschen Regeln sich nur auf Varietätenmerkmale beziehen, während Artmerkmale bei Kreuzungen konstante, d. h. bei Weiterzüchtung der Bastarde gleichbleibende, nichtspaltende Bastardeigenschaften liefern (s. S. 199)[7]). In der Tat sind bisher nur in wenigen Fällen bei Eigenschaften, welche von den Systematikern als Artunterscheidungsmerkmale angesehen werden, einfache und klare Zahlenverhältnisse nachgewiesen worden. So ergibt sich z. B. bei der Kreuzung Schließ-Lein (Linum usitatissimum) × Spring-Lein (L. crepitans), daß die Behaarung an den Rändern der Scheidewände der Früchte, ein Merkmal der kultivierten Formen des Schließ-Leins, über Kahlheit dominiert und daß in F_2 das Verhältnis 3 : 1 auftritt[8]), und bei der Schmetterlingskreuzung Pygaera curtula × anachoreta zeigt die Farbe der Raupenwarzen (schwarz-purpurrot)

---

[1]) Correns, Ber. D. Bot. Ges., Bd. *22*, 1904.

[2]) Tschermak 1908.

[3]) Biffen, Journ. Agricult. Sci., Vol. *2*, 1907. Vgl. indessen Nilsson-Ehle, Kreuzungsunters., II, Lund 1911.

[4]) Nilsson-Ehle, Hereditas, Bd. 1, 1920. Über Perenospora und Reblaus vgl. Rasmuson, l. c., S. 45.

[5]) Vgl. Correns, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 10, 1913. Die Winterfestigkeit des Weizens zeigt nach Nilsson-Ehle, Zeitschr. Pflanzenzücht., Bd. 1, 1912, kompliziertere Erblichkeitsverhältnisse. Vgl. auch Molz, ebenda, Bd. 5, 1917.

[6]) Correns 1915.

[7]) De Vries 1903, S. 47.

[8]) Tammes 1911, S. 278.

eine typische Spaltung[1]). In der großen Mehrzahl der untersuchten Fälle jedoch, z. B. bei Kreuzungen zwischen jeweils verschiedenen Arten des Löwenmauls (Antirrhinum), der Nelke (Dianthus) und Weide (Salix)[2]) treten verwickeltere Verhältnisse auf, die nur mit Hilfe besonderer Annahmen, vor allem der gleich zu erwähnenden Polymeriehypothese, mit dem Mendelschen Schema in Einklang gebracht werden können. Allerdings ist auch die früher für Artkreuzungen angenommene Entstehung konstanter Bastardrassen in der Regel nicht zu beobachten, speziell auch bei der Kreuzung Dianthus Armeriana × deltoides, die seit Gärtner (1849) als besonders auffallendes Beispiel hierfür angesehen wurde. Auf diese Verhältnisse und besonders auf die Frage, ob überhaupt in vererbungsgeschichtlicher Beziehung und auch sonst ein Unterschied zwischen Art- und Rassenmerkmalen besteht, wird später (Kap. 29) zurückzukommen sein.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 22 und 23.

Adametz, L., Stud. ü. d. Mendelsche Vererb. der ... Rassenmerkmale der Karakulschafe. Bibl. Genetica, Bd. 1, 1917 (Bornträger). 2. Aufl. 1914.

Allen, G. M., The heredity of coat colour in mice. Proc. Am. Ac., Vol. 40, 1904.

Bateson, W., and Saunders, E. R., Report to the Evolution Committee of the Royal Society. I. 1902.

Bateson, W., Saunders, E. R., Punnett, R. C. und andere Mitarbeiter, Report to the Ev. Comm. etc. II—V. 1905, 1906, 1908, 1909.

Bateson, W., Mendel's Principles of Heredity. Cambridge 1909. 3. Aufl. 1913.

Baur, E., Einführ. in die exp. Vererbungslehre. Berlin (Bornträger) 1911, 2. Aufl. 1914.

—, Unters. ü. d. Erblichkeitsverhältnisse usw. von Antirrhinum majus. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 25, 1907.

Bonhote and Smalley, On colour and colour-pattern inherit. in pigeons. Proc. Zool. Soc. Lond., 1911.

Burgeff, H., Unters. ü. Variab., Sexualität u. Erbl. b. Phycomyces nitens. Flora, N. F., Bd. 7 u. 8, 1914 u. 1915.

Castle, W. E., Heredity of Coat Characters in Guinea-pigs and Rabbits. Carneg. Inst. Wash. Publ. 1905.

—, and Allen, G. M., The Heredity of Albinism. Proc. Am. Ac., Vol. 38, 1903.

Cole, L. J., Stud. on inherit. in pigeons I. Agr. Exp. Stat. Rhode Isl., 158, 1914.

Correns, C., G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 18, 1900.

—, Über Levkojenbastarde. Bot. Centralbl., Bd. 84, 1900 (1900a).

—, Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 19, 1901.

—, Über Bastarde zwischen Rassen von Zea Mays usw. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 19, 1901 (1901a).

—, Bastarde zwischen Maisrassen. Bibl. Bot., Heft 53, 1901 (1901b).

—, Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli 1866—1873. Abh. Math.-Phys. Kl. Sächs. Ges. Wiss., Bd. 19, 1905.

[1]) Federley, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 9, 1913, S. 6.

[2]) Baur, Einführung, 2. Aufl., S. 216 ff.; G. Wichler 1913; Heribert-Nilsson 1918.

Correns, C., Über Vererbungsgesetze. Berlin 1905.
—, Die neuen Vererbungsgesetze. Berlin 1912.
—, Über eine n. d. Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) b. Mir. Jal. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 56, 1915.
Cuénot, L., L'hérédité de la pigmentation chez les souris. (2.—5. Note.) Arch. Zool. exp. et gén. [4], Vol. 1, 1903; 2, 1904; 3, 1905; 6, 1907.
Darbishire, A., Notes on the results of crossing Japanese waltzing mice etc. Biometrika, Vol. 2, 1902/03; 3, 1905.
Davenport, C. B., Inheritance in Poultry. Carneg. Inst. Wash. Publ. 1906.
—, Inheritance of Characteristics in Domestic Fowl. Carneg. Inst. Wash. Publ. 1910.
Doncaster, L., Notes on Inheritance . . . in Pigeons. Journ. Gen., Vol. 2, 1912.
East, E. M., and Hayes, H. K., Inheritance in Maize. Connect. Agr. Exp. Stat. Bull. No. 167, 1911.
Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911. 3. Aufl. 1920.
Haecker, V., Wandtafeln zur Allg. Biologie. C 2 und C 3. Leipzig (Quelle u. Meyer) 1907 und 1909.
—, Über Axolotlkreuzungen. II. Mitt. Verh. D. Zool. Ges. 1908.
—, Entwickelungsgesch. Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena 1918.
Heribert-Nilsson, N., Exp. Stud. ü. Variab., Spalt., Artbild. u. Evolution in d. Gatt. Salix. Lunds Un. Årsskr., N. F. (2), Bd. 14, 1918.
Hurst, C. C., Experimental Studies on Heredity in Rabbits. Journ. Lin. Soc., Vol. 29, 1905.
Lang, A., Über die Bastarde von Helix hortensis und H. nemoralis. Jena 1908.
—, Über Vererbungsversuche. Verh. D. Zool. Ges. 1909.
—, Über alternative Vererbung bei Hunden. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 3, 1910.
—, Fortgesetzte Vererbungsstudien. Ebenda, Bd. 5, 1911.
—, Vererbungsgesch. Miszellen. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 8, 1912.
—, Die exp. Vererbungslehre in d. Zool. seit 1900. I. Jena 1914.
MacCurdy, H., and Castle, W. E., Selection and Cross-Breeding in relation to the Inher. of Coat-pigments and C.-patterns in Rats and Guinea-Pigs. Publ. Carneg. Inst. Wash. 1907.
Mendel, G., Versuche über Pflanzen-Hybriden (1865). Verh. Naturf. Ver. Brünn, Bd. 4. Erschienen 1866. (Vgl. Correns, Ber. D. Bot. Ges. 1901, S. 73.)
—, Über einige aus künstl. Befr. gewonnene Hieracium-Bastarde (1869). Ebenda 1870, Bd. 8.
—, Zwei Abhandlungen (1865 und 1869). Herausgegeben von E. Tschermak. Ostwalds Klassiker der exakten Wissensch., Nr. 121. Leipzig 1901.
Morgan, J. H., The infl. of herit. and of environm. in det. the coat-colour in mice. Ann. N.-Y. Ac. Sci., Vol. 21, 1911.
Plate, L., Die Erbformeln der Farbenrassen von Mus musculus. Zool. Anz., Bd. 35, 1910.
—, Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 2, 1910.
—, Vererbungslehre. Leipzig 1913.
Przibram, H., Experimental-Zoologie. Nr. 3. Phylogenese inkl. Heredität. Leipzig und Wien 1910.
Report. Evol. Committee, s. Bateson.
Standfuß, M., Handb. der paläarkt. Groß-Schmetterlinge. Jena 1896.
—, Chaerocampa elpenor ab. daubi etc. Iris, Dresden, Bd. 24, 1910.
—, Die altern. oder diskont. Vererbung usw. Deutsche Entomol. National-Bibl., Bd. 1, 1910 (1910a).
Staples-Browne, R., On the Inherit. of Colour in Domestic Pigeons. Proc. Zool. Soc. London, 1908.
—, Second report on the inherit. of colour in pigeons. Journ. Gen., V. 2, 1912.
Tammes, Tine, Das Verhalten fluktuierend variier. Merkmale b. d. Bastardierung. Rec. Trav. bot. Néerl., Vol. 8, 1911.

Tschermak, E., Über künstl. Kreuzung bei Pisum sativum. Zeitschr. Landw. Versuchsw. in Österreich 1900. (Vgl. auch Ber. D. Bot. Ges., Bd. 18, und Biol. Centralbl., Bd. 20.)
—, Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Ebenda 1904.
Vries, H. de, Sur la loi de disjonction des hybrides. C. R., T. 130, 1900.
—, Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 18, 1900.
—, Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 21, 1903.
—, Die Mutationstheorie. Bd. 2. Leipzig 1903.
Walther, A. R., Beitr. z. Kenntnis d. Vererb. d. Pferdefarben. Hannover 1912 (vgl. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 6, 1912).
Wichler, G., Unters. ü. den Bastard Dianthus Armeria × D. deltoides. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 10, 1913.
Wood, T. B., Note on the inheritance of horns and face-colour in sheep. Journ. Agric. Sci., Vol. 1, 1905.
Ziegler, H. E., Die Vererbungsl. in d. Biol. u. in d. Soziol. Jena 1918.

Vierundzwanzigstes Kapitel.

Erste Erklärungsversuche. Faktorenhypothese. An- und Abwesenheitshypothese. Polymeriehypothese.

Die Erscheinungen der vollkommenen Dominanz und Rezessivität und die typischen Zahlenverhältnisse treten dann besonders deutlich zutage, wenn eine Stammform mit einer Defektrasse, d. h. mit einer Varietät, welche durch das Fehlen eines Merkmals gekennzeichnet ist, gekreuzt wird. So wurde bereits erwähnt, daß sich bei Tieren Pigmentierung und totaler Albinismus durchweg als antagonistische Merkmale verhalten und daß dabei erstere dominiert, letzterer rezessiv ist. Auf das nämliche läuft im wesentlichen die Ansicht von de Vries hinaus, wonach speziell die retrogressiven und degressiven Mutationen, d. h. diejenigen sprungweisen Variationen, welche durch Latentwerden eines aktiven bzw. durch Aktivwerden eines latenten Merkmals ihre Entstehung nehmen, bei der Kreuzung den Mendelschen Regeln folgen.

Nun scheint aber, und zu dieser Auffassung sind sehr bald eine Reihe von Forschern gelangt, beim alternativen Vererbungsmodus das Verhältnis Anwesenheit—Abwesenheit noch in weiterem Umfange Gültigkeit zu haben, und Bateson[1]) hat zuerst in präziser Weise die schon von Correns[2]) begründete Ansicht ausgesprochen, daß es sich bei der Spaltung vielleicht weniger um die Trennung von zwei antagonistischen Charakteren, als vielmehr um die Anwesenheit und Abwesenheit eines unterscheidenden Elementes handelt.

Auf der anderen Seite war Cuénot[3]) bei seinen Mäuseversuchen zu der wichtigen Vorstellung gelangt, daß das Zustandekommen einer bestimmten Färbung an das Zusammmentreten von mindestens zwei „Determinanten“ in einer Zygote geknüpft ist. Nach Cuénot genügt es für die Entwickelung der grauen, schwarzen oder gelben Färbung einer Maus nicht, daß ein Bestimmer für Grau (G), Schwarz (N) oder

---

[1]) 1904, S. 11.
[2]) 1902, S. 607.
[3]) Cuénot 1904. Vgl. Bateson 1909, S. 75.

Gelb (J)[1]) in einer Zygote vorhanden ist, sondern es muß noch ein anderes Agens in Gestalt eines allgemeinen Färbungsbestimmers oder Chromogens (C) vorhanden sein[2]).

Ist in den Zygoten dieser Bestimmer C nicht vorhanden, sondern der von Cuénot angenommene antagonistische Bestimmer A (Albinismus), so werden aus den Zygoten, auch wenn sie die Farbenbestimmer G, N oder J mit sich führen, albinotische Mäuse hervorgehen. Bei bestimmten Kreuzungen können dann diese von den albinotischen Mäusen mitgeführten besonderen Bestimmer, die sich an ihren Trägern äußerlich nicht dokumentieren, bei den Nachkommen sichtbar werden, dann nämlich, wenn die sie einschließenden Gameten mit einer den Faktor C enthaltenden Gamete zusammentreffen.

Cuénot war gleichzeitig zur Aufstellung von Erbformeln (Formules héréditaires) gelangt, welche in veränderter Form jetzt allgemein Anwendung finden. Eine homozygote (reinrassige) graue Maus wird nach Cuénot mit CG oder, weil jede der beiden im Ausgangskeim vereinigten Gameten sowohl G als C enthält, mit $CGCG$ bezeichnet, eine heterozygote graue, z. B. eine aus der Kreuzung Grau × Schwarz hervorgegangene, hat nach Cuénot die Formel $CGCN$, für einen Albino, welcher von schwarzen Vorfahren abstammt und daher Schwarz in latentem Zustande mit sich führt, die Formel $ANAN$ usw.

Den Gedankengängen von Bateson und Cuénot ist gemeinsam, daß bei der Untersuchung der Erblichkeitsverhältnisse nicht die äußerlich hervortretende Eigenschaft als solche, sondern ein hinter ihr liegender Faktor („some distinguishing element" bei Bateson, „une différence matérielle d'ordre chimique" bei Cuénot) ins Auge gefaßt und mit diesem operiert wird, eine Grundvorstellung, die sich hauptsächlich auf die de Vriessche Theorie der intrazellulären Pangenesis (S. 188) und Weismanns Determinantenlehre stützte und schon von de Vries[3]) klar zum Ausdruck gebracht worden war. Aus allen diesen Anschauungen heraus hat sich weiterhin die Faktorenhypothese und deren spezielle Form, die An- und Abwesenheitshypothese (presence and absence theory) entwickelt, eine Lehre, um deren Ausbau sich Correns, Bateson, Baur, Nilsson-Ehle, Castle, Lang, Plate u. a. verdient gemacht haben. Danach liegt zahlreichen mendelnden Charakteren, insbesondere vielen unter den ausgesprochen „dominierenden", jeweils die Anwesenheit eines bestimmten Faktors (Determinante, Bestimmer, caractère-unité, unit-character,

[1]) G, N, J als Anfangsbuchstaben von *gris*, *noir*, *jaune*. Die englischen und deutschen Autoren pflegen als Indizes für die einzelnen Bestimmer jeweils die Anfangsbuchstaben der englischen und deutschen Bezeichnungen anzuwenden. Vgl. A. Lang 1910, S. 41.

[2]) Schon Haacke (Biol. Centralbl., Bd. 15, 1895) hatte bei der Vererbung der Wildfarbe zwei verschiedene Faktoren angenommen.

[3]) 1903, S. 113.

Elementareigenschaft, Erbeinheit, Gen) zugrunde, während die scheinbar „antagonistischen" Charaktere durch die Abwesenheit der betreffenden Faktoren bedingt sind.

In den Erbformeln bringt man in der Regel den positiven Faktor durch einen großen lateinischen Buchstaben, seine Abwesenheit oder den negativen Faktor durch den entsprechenden kleinen Buchstaben zum Ausdruck. Bei den Nagern z. B. bedeutet *C*, daß in der Erbmasse ein allgemeiner Färbungsfaktor anwesend ist, dessen Gegenwart die Entfaltung der verschiedenen, durch spezielle Färbungsfaktoren bedingten Pigmente veranlaßt; *c* drückt seine Abwesenheit aus und entspricht daher im wesentlichen dem Cuénotschen Index *A*. Tiere, welche in ihrer Erbformel *C* nicht enthalten, sind Albinos. Ferner bedeuten *N*, *Ch* und *J* die Anwesenheit der speziellen Bestimmer für Schwarz, Schokoladenbraun und Gelb, während durch *n*, *ch* und *j* die Abwesenheit dieser Faktoren zum Ausdruck kommt.

Der grauen Farbe der Nager liegt nach unserer jetzigen Auffassung kein besonderer Farbenbestimmer, sondern ein Verteilungsfaktor zugrunde, welcher eine zonenweise Anordnung der verschiedenen Pigmente (schwarz, rotbraun, gelb) im Einzelhaar, speziell bei der Maus das Auftreten einer gelben Endbinde an den schwarzen Haaren, und damit die „Impression" der wildgrauen Anpassungsfarbe bewirkt. Man pflegt diesen, besonders bei Nagern allgemein anzunehmenden Ringelungs- oder Sprenkelungsfaktor *G* oder *Ag* vielfach auch als Agutifaktor zu bezeichnen, weil bei einem Verwandten des Meerschweinchens, dem Aguti (Dasyprocta), die zonenweise Gruppierung der Pigmente im Einzelhaar besonders deutlich hervortritt. *g* oder *ag* bedeutet Fehlen dieses Faktors und gleichmäßige Verteilung der Pigmente im Einzelhaar [1]).

Nach der ursprünglichen Ausdrucksweise würde die Relation $G > N > Ch$ gelten, wobei *G* und *N*, *N* und *Ch* als Paare von antagonistischen Merkmalen gedacht wurden. Nach der An- und Abwesenheitshypothese gibt es aber in Wirklichkeit keine Antagonistenpaare von der Zusammensetzung *GN*, *GCh*, *NCh*, sondern nur die Paare *Gg*, *Nn*, *Chch*. Treffen nun sogenannte multiple Allelomorphe in einer Zygote zusammen, d. h. zwei oder mehrere Faktoren, welche verschiedene, gegeneinander abgestufte Varianten einer und derselben Eigenschaft, in unserem Fall der Haarfarbe, bestimmen, z. B. *N* und *Ch*, und zeigt es sich, daß nur die höhere Eigenschaftsstufe und nicht etwa ein Intermediärtypus (also Schwarz und nicht Schwarzbraun) zur Entfaltung kommt, so sagt man in der Regel nicht mehr, wie früher, daß Schwarz über das „antagonistische" Merkmal Schokoladenbraun dominiert, sondern daß der Bestimmer für Schwarz

[1]) Lang 1914, S. 492, 629, hat für die Faktoren *C*, *N*, *Ch*, *J* und *G* die Bezeichnungen Chromogen (*C*), Melanogen (*M*), Phaiogen (*Ph*), Xanthogen (*X*) und Myochrogen (*My*) vorgeschlagen.

durch seine Anwesenheit unter anderem auch verhindert, daß der gleichzeitig anwesende Bestimmer für Schokolade seine Wirkung manifestiert. Man sagt mit Bateson, der Bestimmer für Schwarz ist epistatisch gegenüber dem für Schokolade, der letztere hypostatisch gegenüber dem ersteren, oder mit Baur u. a., daß der Faktor *N* den Faktor *Ch* „verdeckt". Der Einfachheit halber kann man allerdings bei zwei Faktoren, welche in diesem Verhältnis zueinander stehen, immer noch von dominant und rezessiv sprechen und sie statt durch vier, durch zwei Buchstaben zum Ausdruck bringen.

Nach dem Obigen gelten also für die Mäuse folgende vollständige Erbformeln:

für reinrassige graue	*CGNCh*	oder genauer:	*CC . GG . NN . ChCh*
„ „ schwarze	*CgNCh*	„ „	*CC . gg . NN . ChCh*
„ „ schokoladenfarbige .	*Cgn Ch*	„ „	*CC . gg . nn . ChCh,*

wobei *N* als epistatisch gegenüber *Ch* zu denken ist[1]).

Nun gibt es aber bei Nagern, wie die Untersuchungen von Miss Durham und Castle gezeigt haben, auch noch einen besonderen Dichtigkeitsfaktor *D*[2]), welcher durch seine Anwesenheit Dichtigkeit (Intensität, Sättigung) des Pigments, durch seine Abwesenheit eine lockere Verteilung der Pigmentkörner (Verdünnung, Dilution) bedingt. *D* zusammen mit *N* liefert Schwarz, *d* und *N* „Blau", ebenso *D* und *Ch* Schokoladenbraun, *d* und *Ch* Hellbraun (Silberfarbig, silver-fawn). Es ergeben sich also folgende ausführlichere Erbformeln:

für schwarze	Mäuse	*CC . gg . NN . ChCh . DD*
„ blaue	„	*CC . gg . NN . ChCh . dd*
„ schokoladenfarbige	„	*CC . gg . nn . ChCh . DD*
„ hellbraune	„	*CC . gg . nn . ChCh . dd.*

Diese Faktoren und ebenso der Faktor für Einfarbigkeit (Uniformität *U*), dessen Fehlen (*u*) „rezessive" Scheckung oder Weißbuntheit bewirkt[3]), sind vollkommen selbständig gegenüber den speziellen Färbungsfaktoren, sie können daher durch Kreuzung von einer Farbe losgelöst und mit der anderen verbunden und ebenso durch Vermittelung von Albinos von einer pigmen-

[1]) Vgl. auch die in verschiedenen Punkten voneinander abweichenden Formeln bei Miss Durham 1908, Castle u. Little 1909, Plate 1910, Hagedoorn 1912, Lang 1914.

[2]) Von Castle (bei Kaninchen) als Intensitätsfaktor *J*, von Lang als Pyknogen (*P*) bezeichnet.

[3]) Von Lang als Homochromogen (*Ho*) bezeichnet. Bei Mäusen kommt nach Miss Durham neben der rezessiven Scheckung auch ein gegen Einfarbigkeit dominanter Typus vor. Der betreffende Faktor wird von Lang als Poikilogen (*Po*) bezeichnet.

tierten Generation auf die übernächste, gleichfalls pigmentierte übertragen werden.

Was die Natur der Färbungsfaktoren anbelangt, so kann man, wie gleich hier bemerkt sei, bei einigen von ihnen mit Cuénot[1]), Bateson u. a. an fermentartige chemische Substanzen oder, genauer, an die Fähigkeit zur Bildung spezifischer Fermente denken. Im Hinblick auf die Tatsache, daß unter der Wirkung eines Fermentes, der Tyrosinase, die im Tierreich weit verbreitete aromatische Verbindung Tyrosin stufenweise in einen melaninartigen Farbstoff oxydiert wird, könnten z. B. die speziellen Farbenfaktoren *J*, *Ch*, *N* als die Fähigkeit zur Bildung spezifisch wirksamer Fermente, der allgemeine Farbenbestimmer *C* als die Fähigkeit zur Tyrosinbildung gedeutet werden. Durch intrazygotisches Zusammentreffen einer der ersteren Fähigkeiten mit der letzteren würden dann die drei Hauptpigmente Gelb, Rotbraun und Schwarz zustande kommen, die nach Miss Durham im Säugetierhaar gemischt oder in getrennten Zonen vorkommen und z. B. in einer Lösung von Pottasche verschieden rasch gelöst werden (das Schwarz überhaupt nicht)[2]). Man könnte aber auch umgekehrt die Wirkung einer einzigen Fermentart auf zwei oder drei verschiedene Chromogene (Cuénot) oder auch mit Riddle nur ein Ferment und einerlei Chromogen annehmen und in diesem Fall den physiologischen Zustand des Individuums, den Sauerstoffvorrat oder die Nahrungszufuhr, als maßgebend dafür betrachten, bis zu welcher Stufe der Farbenskala der Farbenbildungsprozeß fortschreitet (vgl. hierzu Kap. *28*).

Auf anderen Gebieten, als auf dem der Färbung, ist besonders die Annahme besonderer Hemmungsfaktoren, durch deren Anwesenheit das Wachstum von Organen (Haaren, Federn u. a.) normiert wird, für die Erklärung der Tatsachen fruchtbar gewesen. So wird angenommen, daß der Angorismus der Nager durch die Abwesenheit eines regulierenden, die schwache Begrannung vieler Hafersorten durch die Anwesenheit eines besonderen, dem Wildhafer fehlenden Hemmungsfaktors bedingt ist[3]).

Es soll nun zunächst an einigen Beispielen die Anwendung der Faktoren- und speziell der An- und Abwesenheitshypothese veranschaulicht und gleichzeitig auch eine Erklärung für einige besondere Zahlenverhältnisse (9 : 3 : 4 usw.) und andere bei Rassenkreuzungen zu beobachtende Erscheinungen, namentlich auch das Auftreten der „Kreuzungsnova" (Tschermak) und das Wiedererscheinen „atavistischer" Merkmale gegeben werden.

Bei Kreuzung schwarzer und hellbrauner Mäuse entstehen in F_1 nach der Formel $CC.gg.NN.ChCh.DD \times CC.gg.nn.ChCh.dd = CC.gg.Nn.ChCh.Dd$ schwarze Tiere, welche in bezug auf zwei Erbeinheiten, nämlich *N* und *D*, heterozygot und demnach als Dihybriden (S. 216) anzusehen sind, die also in beiden Geschlechtern viererlei Gameten produzieren (*CgNChD*, *CgNChd*, *CgnChD*,

---

[1]) Vgl. Cuénot 1903.

[2]) Über die verschiedenen Pigmentsorten im Säugetierhaar vgl. Bateson, Proc. Zool. Soc., Vol. *2*, 1903; 1909, S. 116; Miss Durham 1908; Morgan 1911 (siehe Kap. *22/23*, S. *233*); Plate 1910 (s. Kap. *22/23*, S. *233*), S. 550; ferner zur ganzen Frage der Pigmentbildung H. Onslow, Proc. R. Soc., B, Vol. 89, 1915, u. Haecker, Phän., 1918, Kap. 6.

[3]) Vgl. zu letzterem Nilsson-Ehle 1911.

CgnChd). Man erhält also, unter vorläufiger Weglassung der in beiden Eltern vorkommenden Faktoren *C*, *g* und *Ch* und unter Benutzung des für dihybride Kreuzungen gültigen Verfahrens, $4 \times 4 = 16$ verschiedene Gametenkombinationen oder Zygoten:

N D *N D* schwarz	*N D* *N d* schwarz	*N D* *n D* schwarz	*N D* *n d* schwarz
N d *N D* schwarz	*N d* *N d* blau	*N d* *n D* schwarz	*N d* *n d* blau
n D *N D* schwarz	*n D* *N d* schwarz	*n D* *n D* schokolade	*n D* *n d* schokolade
n d *N D* schwarz	*n d* *N d* blau	*n d* *n D* schokolade	*n d* *n d* hellbraun

Nach der Tabelle ist also theoretisch das Verhältnis 9 schwarz : 3 blau : 3 schokolade : 1 hellbraun zu erwarten, und tatsächlich wurden bei dieser Kreuzung von Miss Durham 67 schwarze, 21 blaue, 20 schokoladenbraune und 5 hellbraune Tiere erhalten, was dem für 113 Individuen berechneten Verhältnis 63,56 : 21,19 : 21,19 : 7,06 sehr gut entspricht.

Es ist leicht einzusehen, daß bei der Kreuzung schokoladenbraun × blau (*CC.gg.nn.ChCh.DD* × *CC.gg.NN.ChCh.dd*) die gleichen Klassen von Tieren in gleichen Zahlenverhältnissen sich ergeben müssen, und tatsächlich erhielt Miss Durham bei ihren Kreuzungen unter 86 Tieren 44 schwarze, 17 blaue, 17 schokoladenbraune und 8 hellbraune (statt 48,375 : 16,125 : 16,125 : 5,375), ein klassisches Beispiel für die Übereinstimmung von theoretischer Berechnung und tatsächlichen Ergebnissen.

Schon in den beiden genannten Beispielen sind uns Bastarde, welche keinem der beiden Eltern gleichen, also **Kreuzungsnova** (Tschermak), entgegengetreten, im ersten Fall waren es die blauen und schokoladenbraunen, im zweiten die schwarzen und hellbraunen, die durch Neukombination je zweier auf die Elternrassen verteilter Faktoren (*N*—*d*, *n*—*D* bzw. *N*—*D*, *n*—*d*) zustande kommen. Im Prinzip die nämliche Erscheinung liegt vor, wenn bei Kreuzung einer farbigen Rasse mit einem Albino neue Farbentypen entstehen.

Nach der Faktorenhypothese sind, wie wir sahen, Albinos solche Tiere, deren Erbformel *C* nicht enthält. Im übrigen können sie aber in ihrer Erbformel beliebige andere, auf die Färbung bezügliche Faktoren, z. B. den Faktor für Schwarz *N* oder den Agutifaktor *G* in der 1- oder 2-Zahl aufweisen, und diese latenten oder, wie man nach dem Vorgang Tschermaks vielfach sagt, **kryptomeren**[1]) Anlagen können sich bei geeigneter Kombination in dem Auftreten neuer, d. h. von den gekreuzten Elternrassen abweichender Typen geltend machen.

So erhält man bei Kreuzung schwarzer Mäuse mit Albinos, welche kryptomer Schokoladenbraun mit sich führen, nach der Formel $CC\,.\,gg\,.\,NN\,.\,ChCh \times cc\,.\,gg\,.\,nn\,.\,ChCh$ eine schwarze F_1-Generation, und in F_2, wie leicht berechnet werden kann, die Zahlen 9 schwarz : 4 schokoladenbraun : 3 weiß, ein Verhältnis, das einen Spezialfall der für dihybride Kreuzungen typischen Relation 9:3:3:1 bildet.

In ähnlicher Weise ergibt eine Kreuzung von wildgrauen Kaninchen (*CC . GG . NN* ....) mit Albinos, welche den Faktor Schwarz führen (*cc . gg . NN* ....), eine wildgraue F_1-Generation und in F_2 das Verhältnis 9 wildgrau : 4 weiß : 3 schwarz. Von den 16 Zygoten enthalten nämlich 12 mindestens einmal den Faktor *C*, liefern also farbige Tiere. Davon enthalten 9 mindestens einmal den Faktor *G*, so daß graue Tiere entstehen. Aus den 3 Zygoten $Cg \times Cg$, $Cg \times cg$ und $cg \times Cg$ gehen, da der Agutifaktor fehlt und der Schwarzfaktor epistatisch über die anderen noch vorhandenen Spezialfarbenfaktoren ist, schwarze Tiere hervor. Die 4 Zygoten ohne *C* liefern Albinos.

Auch das längst bekannte Auftreten von atavistischen Merkmalen als Folge von Kreuzungen, also die Erscheinung des **Kreuzungsatavismus** oder **-rückschlags,** läßt sich mit Hilfe der Faktorenhypothese in vielen Fällen restlos verständlich machen, und es ist gleich hier zu sagen, daß damit der Mendel-Analyse ein in theoretischer und praktischer Hinsicht besonders wichtiger Schritt gelungen ist, indem ein tiefes Eindringen in das Problem des Rückschlags wenigstens von einer Seite ermöglicht wurde.

Es wurde bereits erwähnt, daß die Wildfarbe der freilebenden Stammformen der Haussäugetiere morphologisch betrachtet darauf beruht, daß die einzelnen Pigmente, Schwarz, Braun und Gelb, am einzelnen Haar in einer ganz bestimmten Anordnung, nämlich in bestimmten Zonen auftreten, wodurch die verschiedenen Abstufungen von Graugelb, Graubraun, Rötlichgrau usw. entstehen, die man z. B. bei der Hausmaus, beim Schakal und Wolf, beim „mäusefarbigen" Wildpferd und Wildschwein beobachtet.

---

[1]) Tschermak 1904, 1912. Danach bedeutet Kryptomerie ganz allgemein den Besitz von (zunächst nicht-manifesten) reaktionsfähigen Faktoren, d. h. von Faktoren, welche bei geänderter Gruppierung (Zusammenwirken mit anderen Faktoren oder Trennung von solchen) sinnfällige, neu erscheinende Merkmale bedingen können (1912, S. 82).

Speziell bei den meerschweinchenartigen Nagern (Caviiden)[1]) liegen der beim Paka (Coelogenys) und Aguti (Dasyprocta) vorkommenden Wildfarbe drei Pigmente zugrunde, welche im einzelnen Haar in bestimmten Zonen verteilt sind: Schwarz (an der Haarspitze und Basis), Rotbraun (in einem Gürtel unterhalb der Spitze) und Gelb. Für das Auftreten dieser drei Pigmente sind die drei speziellen Farbenfaktoren *N* (Schwarz), *Br* (Braun) und *Y* (Rot, Gelb, Cremefarbig)[2]) verantwortlich zu machen, von welchen *N* epistatisch über *Br* und *Y*, *Br* epistatisch über *Y* ist. Die Wildfarbe selbst wird, wie wir sahen, durch den Agutifaktor *Ag* oder *G* bedingt, wofern sich dieser mit dem allgemeinen und mit sämtlichen drei speziellen Farbenfaktoren in einer Zygote zusammenfindet. Sie stellt also ein zusammengesetztes Merkmal (compound allelomorph Batesons)[3]) dar, das bei Kreuzungen infolge unabhängiger Verteilung der einzelnen komponierenden Faktoren auf die Gameten wieder „aufgespalten" werden kann.

Werden nun schwarze Meerschweinchen, welche *N*, *Br* und *Y*, aber kein *Ag* enthalten, also die Formel *agN Br Y* besitzen, mit roten von der Zusammensetzung *agn Br Y* gekreuzt, so wird man in der F_1-Generation schwarze Tiere von der Formel *agagNn Br Br Y Y*, in der F_2-Generation, wie leicht ausgerechnet werden kann, das Zahlenverhältnis 3 Schwarz : 1 Rot erhalten. Wenn aber die rote Stammform den Agutifaktor *Ag* mit sich führt, also die Formel *Agn Br Y* aufweist und unter der Wirkung dieses Faktors zimtgrau (cinnamon agouti) erscheint[4]), so ergeben sich bei der Kreuzung F_1-Bastarde von der Formel *AgagNn Br Br Y Y*, d. h. es tritt jetzt, da *Ag* mit allen drei speziellen Farbenfaktoren zusammentrifft, als atavistisches Merkmal Wildfarbe auf. In der zweiten Generation entsteht die Relation:

9 Aguti : 3 Schwarz : 4 Rot (genauer: 3 Zimtgrau : 1 Rot)[4]).

In ähnlicher Weise kann, wie Cuénot gezeigt hat, bei der Kreuzung einer weißen und schwarzen Maus, offenbar auf Grund der Kombination *cc . GG . NN . . . × CC . gg . NN . . .*[5]) eine wildgraue F_1-Generation entstehen, und Entsprechendes ist anzunehmen, wenn

[1]) Vgl. Castle 1907, 1907 a, 1908.

[2]) *Y* = yellow entspricht der Bezeichnung *J* = jaune bei Cuénot. Auch nach Miss Sollas sind beim Meerschweinchen Cremefarbig, Gelb und Rot von einem Faktor abhängig, und zwar sind erstere beiden Farben als verdünnte Zustände von Rot zu betrachten. Lang (S. 691) übernimmt für die Meerschweinchen diese Vorstellung. Den bei Mäusen vorkommenden, über Schwarz und Schokolade epistatischen Faktor für Gelb nennt er Xanthogen (*X*), den bei Kaninchen anzunehmenden hypostatischen Gelbfaktor Luteogen (*L*). Vgl. auch oben S. 224, sowie Castle u. Wright, Carn. Inst. Publ., 241, 1916.

[3]) Vgl. Mendel 1865 (Lit.-Verz. 22/23, S. 233), Bateson 1902, Bateson u. Saunders 1902, S. 142 u. a.

[4]) Castle 1907.

[5]) Vgl. auch Lang 1914, S. 74.

bei Kreuzung von Albinos und schwarz-weiß oder gelbgrau-weiß gescheckten japanischen Tanzmäusen die unmittelbaren Nachkommen durchweg wildgrau sind [1]).

Auch der durch Darwin berühmt gewordene Rückschlag auf das Taubenblau der Felsentaube, den man bei einigen Taubenkreuzungen beobachtet, kann auf eine durch Kreuzung bewirkte Neukombination der in der Stammform vereinigten Farbenfaktoren zurückgeführt werden, obwohl sich hierbei gewisse Erklärungsschwierigkeiten ergeben, die durch besondere Annahmen aus dem Weg geräumt werden müssen [2]). „The case with which the presence-and-absence hypothese may be supported by such sophistical arguments is its greatest weakness" (Cole).

Auch die Botanik hat mehrere lehrreiche Fälle geliefert. So kann für die bereits (S. 212) erwähnte, von Tschermak ausgeführte Kreuzung rosa Zuckererbse × weiße Erbse das Wiedererscheinen des Purpur der Stammform durch die Annahme eines „bifaktoriellen" (dihybriden) Verhältnisses erklärt werden: Danach würde die Zuckererbse einen Rosafaktor *R* enthalten, während die weiße Rasse einen blaubildenden Faktor *B*, der bei Anwesenheit von *R* Rosa in Purpurn umwandelt, in kryptomerem Zustande mit sich führt. Nach der Formel $RR.bb \times rr.BB$ sind dann die Ergebnisse leicht zu erklären [3]).

Ein besonders schönes Beispiel für die Entstehung eines Rückschlages und für die Anwendbarkeit der Faktorenhypothese bildet die von Bateson und Punnett [4]) mitgeteilte, schon früher (S. 211) erwähnte Lathyrus-Kreuzung. Werden zwei weiße Rassen, von denen die eine lange Pollenkörner, die andere rundliche besitzt, miteinander gekreuzt, so sind die Individuen der F_1-Generation purpurn, gleich der in Sizilien vorkommenden wilden Stammform, und in der zweiten Generation wird, wenn wir zunächst von der Form der Pollenkörner absehen, das Zahlenverhältnis 27 Purpurn : 9 Rot : 28 Weiß erhalten.

Diese Resultate finden ihre Erklärung, wenn man annimmt, daß für das Zustandekommen der Rot- und Purpurfärbung das Zusammentreffen von zwei bzw. drei getrennt übertragbaren Faktoren notwendig ist: Rot entsteht durch die Kombination eines allgemeinen farbenbildenden Faktors *C* und eines komplementären, rotbildenden Faktors *R*, die Purpurfarbe kommt zustande, wenn ein blaubildender Faktor *B* hinzutritt, der für sich allein keine Färbung bewirkt. Es bestehen also die Faktorenpaare *Cc*, *Rr*, *Bb*. Nun enthält offenbar die eine der beiden weißen Stammformen den Faktor *C* und außerdem den Faktor *B*, die andere den Faktor *R*. Es werden also gekreuzt: *CrB* (Weiß mit langen Pollen) × *cRb* (Weiß mit runden Pollen). Die F_1-Generation *CcRrBb* ist purpurn, in der F_2-Generation erscheinen 27 purpurne Individuen, welche *C*, *R* und *B* mindestens je einmal enthalten,

[1]) G. von Guaita, Ber. Naturf. Ges. Freib., Bd. 10, 1898; Bd. 11, 1900, und Darbishire (Lit.-Verz. *22/23*, S. 233).

[2]) Cole 1914 (s. Lit.-Verz. *22/23*, S. 232), S. 325.

[3]) Tschermak 1904 (Lit.-Verz. *22/23*, S. 234); 1912, S. 135. Zur Farbenbezeichnung s. oben S. *212*, Anm. 1.

[4]) Vgl. 1905, S. 85, sowie Bateson 1909, S. 89.

9 rote, welche nur C und B enthalten, und 28 weiße von sehr verschiedener Zusammensetzung, jedoch niemals mit der Kombination CR.

Auf ähnliche Verhältnisse ist Baur bei seinen Löwenmaul-(Antirrhinum-)Kreuzungen[1]) gestoßen, so wenn er z. B. bei Verbindung einer weißen und einer elfenbeinfarbigen Rasse blaßrote und rote Nachkommen zog.

Eine spezielle Anwendung der An- und Abwesenheitshypothese hat eine große theoretische Bedeutung erlangt, nämlich die Annahme von Nilsson-Ehle[2]), daß ein und dasselbe äußere Merkmal bei derselben Pflanze durch mehrere, gleichsinnig wirkende Faktoren bedingt sein kann. Nilsson-Ehle fand bei der Kreuzung einer schwarzkörnigen und einer weißkörnigen Hafersorte, daß die F_1-Bastarde schwarzkörnig waren und daß in der F_2-Generation das merkwürdige Zahlenverhältnis 15 Schwarz : 1 Weiß auftrat. Offenbar liegt hier in verkappter Form das für dihybride Kreuzungen gültige Zahlenverhältnis 9:3:3:1 vor, und man darf also annehmen, daß beim Hafer die Schwarzkörnigkeit durch zwei verschiedene Faktoren für Schwarz, welche einzeln oder zusammen wirksam sein können, bedingt ist. Werden diese S_1 und S_2 genannt, so liegt die Kreuzung $S_1 S_1 . S_2 S_2 \times s_1 s_1 . s_2 s_2$ vor. Die F_1-Individuen haben die Erbformel $S_1 s_1 S_2 s_2$, und in der F_2-Generation treten in der bekannten Weise 10 verschiedene Kombinationen auf, welche das Ergebnis 15 : 1 zustande kommen lassen. Auf experimentellem Wege, durch separate Aussaat der Samen der einzelnen F_2-Pflanzen, konnte die Richtigkeit der Annahme erwiesen werden.

Wenn ferner bei der Kreuzung einer rotsamigen und einer weißsamigen Weizensorte in der F_2-Generation die rezessiven Pflanzen nicht in der erwarteten Zahl zum Vorschein kommen, so ist dies nach Nilsson-Ehle durch die Annahme zu erklären, daß die rote Kornfarbe beim Weizen durch drei selbständig mendelnde, rotbildende Faktoren gebildet wird. Jeder von ihnen soll genügen, um für sich allein eine deutliche Rotfärbung zu bewirken, während ihr verschiedenes Zusammentreten in den Zygoten die verschiedenen Intensitätsstufen der Färbung hervorruft. Werden diese Faktoren mit R, S, T bezeichnet, so lautet die Erbformel für eine rote Varietät $RR . SS . TT$, für eine weiße $rr . ss . tt$, für die F_1-Generation $Rr . Ss . Tt$. Danach müssen in jedem Geschlecht 8 verschiedene Gameten (RST, RSt ...) und somit 64 verschiedene Arten von Zygoten gebildet werden. Aus 63 dieser Zygoten müssen rote Pflanzen von verschieden abgestufter dunkler Kornfarbe hervorgehen und nur eine einzige Gruppe wird weiße Pflanzen liefern.

Zu ähnlichen Ergebnissen ist Nilsson-Ehle bezüglich der Rispenform des Hafers, der Internodienlänge der Weizenähren und

[1]) Vgl. Baur 1910, 1912, u. Miss Wheldale 1910.
[2]) Nilsson-Ehle 1908. Vgl. besonders auch 1911 b, Einleitung.

der Rostresistenz des Weizens und ebenso East in bezug auf mehrere Merkmale des Maises (rote Perikarpfarbe, Höhe der Pflanzen, Länge der Ähren) gelangt. Auch von anderer Seite ist versucht worden, solche Fälle, in denen die F_2-Generation, statt der erwarteten regelmäßigen Aufspaltung, den intermediären Charakter der F_1-Generation in verschiedenen Abstufungen zeigt und also eine Bildung konstanter Bastardrassen vorzuliegen scheint, im Sinne Nilsson-Ehles als Spezialfälle des Mendelschen Vererbungsmodus aufzufassen. Insbesondere hat Lang die von Castle gefundene Tatsache, daß bei der Kreuzung lang- und kurzohriger Kaninchen die F_1- und F_2-Bastarde im allgemeinen einen mittelohrigen Typus zeigen, durch eine „Polymerie“ oder „Homomerie“ [1]) des Langohrfaktors, d. h. durch gleichzeitiges Bestehen mehrerer gleichsinnig wirkender Faktoren, zu erklären versucht, und ebenso kann nach Lang und Davenport [2]) die wechselnde Hautfarbe der Mulatten darauf zurückgeführt werden, daß die Erbmasse der Neger im Gegensatz zu derjenigen der Weißen eine verhältnismäßig sehr große Zahl schwarzbildender Faktoren enthält, die bei den Mulatten in verschiedenen Kombinationen wirksam sind.

Wir werden später (Kap. 26) auf die Polymeriehypothese nochmals zurückkommen, es sei aber gleich hier bemerkt, daß der Natur der Sache nach die Richtigkeit der Erklärung nur in wenigen Fällen wirklich bestätigt oder widerlegt werden kann. Es liegen daher alle jene Gefahren vor, die sich aus der Verallgemeinerung von Vorstellungen ergeben, deren strenge Begründung der Natur der Sache nach nur auf sehr begrenzten Gebieten möglich ist [3]).

Literaturverzeichnis zu Kapitel 24.

Bateson, W., Note on the resolution of compound characters by cross-breeding. Proc. Cambr. Phil. Soc. 1902.
—, Address to the Zool. Sect. Brit. Ass. Advanc. Sci. Cambr. 1904.
— and Saunders, E. R., 1902, s. Kap. *22/23*, S. *232*.
—, Saunders, E. R., Punnett, R. C., and Hurst, C. C. Report II. Rep. to the Ev. Ctee, London 1905.
—, Mendel's Princ. of Her. Cambr. 1909.
Baur, E., Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum. I. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 3, 1910. II. Ebenda, Bd. 6, 1912.
Castle, W. E., and Allen, G. M., 1903, s. Kap. *22/23*, S. *232*.
—, On a case of reversion etc. Sci., N. S., Vol. *25*, 1907.
—, Color varieties of the rabbit etc. Sci., N. S., Vol. *26*, 1907 (1907 a).

[1]) Die Ausdrücke Polymerie (Lang) und Homomerie (Plate) werden in der Regel in gleichem Sinne angewandt. Vgl. jedoch Ziegler 1918 (Lit.-Verz. *22/23*, S. *234*), S. 134.

[2]) Vgl. Lang 1911 (s. Kap. *22/23*, S. *233*); Davenport, Amer. Natur., Vol. 44, 1910.

[3]) Zur Kritik der Polymeriehypothese vgl. Kajanus 1914, Castle 1914.

Castle, W. E., A new color variety of the Guinea-Pig. Sci., N. S., Vol. 28, 1908.
—, Studies of Inheritance in Rabbits. Carneg. Inst. Wash., Publ. No. 114, 1909.
—, Size inher. and the pure line theory. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 12, 1914.
—, Walter, H. E., Mullenix, R. C., and Cobb, S., Stud. of inherit. in rabbits. Carneg. Inst. Wash., Publ. No. 114, 1909.
— and Little, C. C., The peculiar inheritance of pink eyes etc. Sci., N. S., Vol. 30, 1909.
Correns, C., Über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 20, 1902.
Cuénot, L., 1903, 1904, 1905, 1907, s. Kap. 22/23, S. 233.
Durham, F. M., A Prelim. Acc. of the Inher. of Coat-Colour in Mice. Rep. Evol. Ctee, 4, 1908.
East, E. M., A Mendelian Interpretation of Variation that is apparently continuous. Amer. Nat., Vol. 44, 1910.
—, The Mendelian notation as a description of physiol. facts. Amer. Nat., Vol. 46, 1912.
— and Hayes, H. K., Inheritance in maize. Conn. Agr. Exp. St., 167, 1911.
Gregory, R. P., Experiments with Primula sinensis. Journ. Gen., Vol. 1, 1911.
Hagedoorn, A. L., The genetic factors in the development of the housemouse etc. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 6, 1912.
Hurst, C. C., 1905, s. Kap. 22/23, S. 233.
Kajanus, B., Zur Kritik des Mendelismus. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 12, 1914.
Lang, A., Referat über Castle 1909. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 4, 1910.
—, Fortgesetzte Vererbungsstudien. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 5, 1911.
— 1914, s. Kap. 22/23, S. 233.
Little, C. C., The „dilute" forms of yellow mice. Sci., N. S., Vol. 33, 1911.
MacDowell, E. C., Multiple factors in Mendelian Inher. Journ. Exp. Zool., Vol. 16, 1914.
Nilsson-Ehle, H., Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Botaniska Notiser 1908.
—, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund 1909.
—, Über Fälle spontanen Verhaltens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 5, 1911.
—, Spontanes Wegfallen eines Farbenfaktors beim Hafer. Verh. Naturf. Ver. Brünn, Bd. 49, 1911 (1911a).
—, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. II. Lund 1911 (1911b).
Plate, L., 1910, s. Kap. 22/23, S. 233.
Riddle, O., Our knowledge of melanin color formation etc. Biol. Bull., Vol. 16, 1909.
Sollas, I. B. J., Inher. of colour etc. in Guinea-pigs. Rep. Evol. Ctee, 5, 1909.
Tschermak, E., Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 16, 1903.
— 1904, s. Kap. 22/23, S. 234.
—, Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen usw. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 7, 1912.
Vries, H. de, Die Mutationstheorie, Bd. 2, Leipzig 1903.
Wheldale, M., Die Vererbung der Blütenfarbe bei Antirrhinum majus. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 3, 1910.
Ziegler, H. E., 1918, s. Kap. 22/23, S. 234.

Fünfundzwanzigstes Kapitel.

Das Geschlecht als mendelndes Merkmal.

Verschiedene Tatsachen legten es nahe, auch das Geschlechtsbestimmungsproblem, nämlich die Frage nach den Ursachen, welche über das Geschlecht eines Individuums entscheiden, nach dem Zeitpunkt, in welchem das Geschlecht eines Keimes bestimmt wird, und nach dem endgültigen Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter, im Zusammenhang mit dem Vererbungsproblem zu behandeln.

So hat schon Darwin in seinem Werke über das Variieren der Tiere und Pflanzen in den Kapiteln, welche von der Vererbung handeln, auf ein latentes Vorkommen der sekundären Geschlechtscharaktere hingewiesen [1]) und damit die Probleme der Sexualität und der Vererbung in einen engeren Zusammenhang gebracht. Darwin stellt die These auf, daß in vielen, wahrscheinlich in allen Fällen die sekundären Geschlechtscharaktere jeden Geschlechts in dem entgegengesetzten Geschlecht schlafend oder latent ruhen, bereit, sich unter gewissen Bedingungen zu entwickeln. Als Stütze für diese Auffassung wurden von Darwin hauptsächlich die „hahnenfedrigen" Hennen, Fasanenhennen, Rebhühner, Enten [2]) und die Weibchen hirschartiger Tiere, welche im Alter [3]) Geweihe aufsetzen, herangezogen.

Die Ansicht Darwins hat seither manche Stütze erhalten. So wird bei Nagern, besonders bei Ratten, durch Implantation von Ovarien in kastrierte Männchen eine Feminierung der Männchen, d. h. Änderung von Skelett, Körperform und Haarkleid, Hyperplasie der Mammae und Milchbildung, sowie Verweiblichung der Instinkte, und umgekehrt durch Implantation von Hoden eine Maskulierung der Weibchen hervorgerufen (Steinach), wodurch das latente Vorhanden-

---

[1]) Darwin 1868, II, S. 67.

[2]) Auch beim Gartenrotschwanz (Ruticilla phoenicurus) kommt verhältnismäßig häufig Hahnenfedrigkeit (Androgynie) vor (Naumann-Hennicke, Naturg. Vög. Mitteleur., Bd. 1, S. 61).

[3]) Gelegentlich werden auch tragende und säugende Rehgaisen mit Gehörn gefunden (A. Rörig, Arch. Entw.-Mech., Bd. 24, 1907). Kastration bewirkt bei männlichen Cerviden nur abnorme Geweihbildung (beim Rehbock Perückenbildung), jedoch nicht, wie früher angenommen wurde, eine wirkliche Umstimmung der sekundären Geschlechtscharaktere (Tandler u. Groß).

sein der Anlagen der sekundären Geschlechtscharaktere im anderen Geschlecht bewiesen wird.

Auch die Einwirkung von Parasiten kann eine derartige Umstimmung hervorrufen. So ruft der Wurzelkrebs Sacculina bei den Männchen von Krabben (Inachus) eine Umwandlung der äußeren Geschlechtscharaktere (Form des Abdomens, Abdominalfüße) in weiblicher Richtung hervor, und hier nehmen sogar die Keimdrüsen, also die primären Geschlechtscharaktere, teilweise einen weiblichen Charakter an [1]). Ein botanisches Gegenstück bildet die Beobachtung, daß bei den weiblichen Pflanzen von Melandrium album die Infektion mit einem Brandpilz (Ustilago violacea) eine Zurückbildung des weiblichen Organs, des Pistills, und eine volle Entwickelung der normalerweise rudimentären Antheren bewirkt [2]).

Auch manche andere Erscheinungen konnten zugunsten der Annahme, daß das Geschlecht „vererbt" wird, geltend gemacht werden, aber eine wirkliche Grundlage erhielt diese Auffassung erst durch die Verknüpfung des Problems mit den Fragestellungen der Mendelforschung, sowie durch zytologische Forschungen, über die in einem späteren Kapitel (35) berichtet werden soll.

Schon Mendel hatte im Hinblick auf das eigentümliche Zahlenverhältnis, welches in einem Falle die männlichen und weiblichen Pflanzen des Bastards Lychnis diurna × L. vespertina (151 weibliche und 52 männliche) aufwiesen, die Frage erhoben, ob hier vielleicht etwas Ähnliches wie bei der Anlagenspaltung vorliegt [3]), und der Gedanke, daß das Geschlecht sich bei der Vererbung wie eine mendelnde Eigenschaft verhalte, wurde besonders durch die Beobachtung nahe gelegt, daß zwischen dem Geschlecht und zwischen manchen ausgesprochen mendelnden somatischen Eigenschaften engere vererbungsgeschichtliche Beziehungen bestehen können, daß z. B. in einigen Fällen das Geschlecht darüber entscheidet, welches von zwei „korrespondierenden" Merkmalen dominierend, und welches rezessiv ist.

Wenn z. B. die in beiden Geschlechtern gehörnten Dorsetschafe mit den in beiden Geschlechtern hornlosen Suffolks reziprok gekreuzt werden [4]), so sind die F_1-♂ gehörnt, die F_1-♀ hornlos. Bei den ♂ dominiert also die Hornbildung, bei den ♀ die Hornlosigkeit. In der F_2-Generation treten viererlei Typen auf, nämlich gehörnte und hornlose Männchen und gehörnte und hornlose Weibchen, und zwar ungefähr in folgendem Verhältnis:

Männchen	3 gehörnte : 1 hornloses,
Weibchen	1 gehörntes : 3 hornlose.

[1]) Geoffr. Smith, Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 29, 1906, sowie Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 50, 1910 und Vol. 57, 1911.

[2]) Strasburger 1900 u. Correns-Goldschmidt 1913, S. 15, 19, Fig. 3.

[3]) Briefe an Nägeli, S. 241. Vgl. auch den Zusatz von Correns, ebenda, S. 253.

[4]) Siehe S. 229, Anm. 1.

Offenbar werden Hornbildung (H) und Hornlosigkeit (h) nach folgendem Schema vererbt (die Klammern bedeuten rezessives Verhalten):

P	$H \times h$			
F_1	♂ $H(h)$		♀ $(H)h$	
Gameten	H	h	H	h
F_2 ♂	HH	$H(h)$	$(h)H$	hh
F_2 ♀	HH	$(H)h$	$h(H)$	hh,

d. h. es liegt sowohl in der F_1- als in der F_2-Generation ein durch das Geschlecht bedingter Dominanzwechsel vor.

Eine ähnliche Geschlechtsbedingtheit kommt bei mendelnden Färbungsmerkmalen vor. So ist bekannt, daß schwarz- und orangegefleckte Katzen mit oder ohne Weiß (die „tortoise-shells" der englischen Züchter) beinahe stets weiblichen Geschlechts sind [1]), während die Männchen dieser Varietät gewöhnlich eine einfarbige orangegelbe oder rostbraune Färbung haben [2]). Anscheinend hat hier der weibliche Geschlechtscharakter eine mosaikartige Verteilung von Schwarz und Orange im Gefolge, während der männliche bewirkt, daß entweder Orange dominiert oder eine Intermediärfarbe (Rostbraun) zum Vorschein kommt.

Fälle der obigen Art haben ebenso wie die Erscheinungen des latenten Hermaphroditismus schon bald nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln zu der Ansicht geführt, daß die Verteilung des Geschlechtes analog den Mendelschen Spaltungsprozessen verläuft [3]). Im besonderen ist Castle zu der vorläufigen Ansicht gelangt, daß getrenntgeschlechtliche Formen in bezug auf das Geschlecht heterozygot (mw) sind, sowie daß die Weibchen infolge einer Spaltung zweierlei Eier, nämlich männlich und weiblich bestimmte (m- und w-Eier), und ebenso die Männchen zweierlei Samenzellen (m- und w-Spermien) produzieren. Theoretisch würden also viererlei Zygoten möglich sein (mm, mw, wm, ww), indessen sollen auf Grund einer selektiven Befruchtung die Eier stets nur durch entgegengesetzt-geschlechtlich determinierte Spermien befruchtet werden, so daß stets nur heterozygote Keime (mw, wm) entstehen. In diesen haben dann der männliche und weibliche Charakter immer wieder einen Konkurrenzkampf um die Alleinherrschaft zu bestehen.

Wirklich unzweideutige Anhaltspunkte für die Begründung der neuen Geschlechtsbestimmungstheorie sind erst durch Untersuchungen von Correns gewonnen worden.

Correns hat zwei Arten der Zaunrübe, die zweihäusige (diöcische) Bryonia dioica und die einhäusige (monöcische) B. alba, miteinander

[1]) In der Regel wird gesagt, daß die dreifache Färbung sehr selten bei einem Kater zu sehen ist. Vgl. Darwin, Var., II, S. 97.

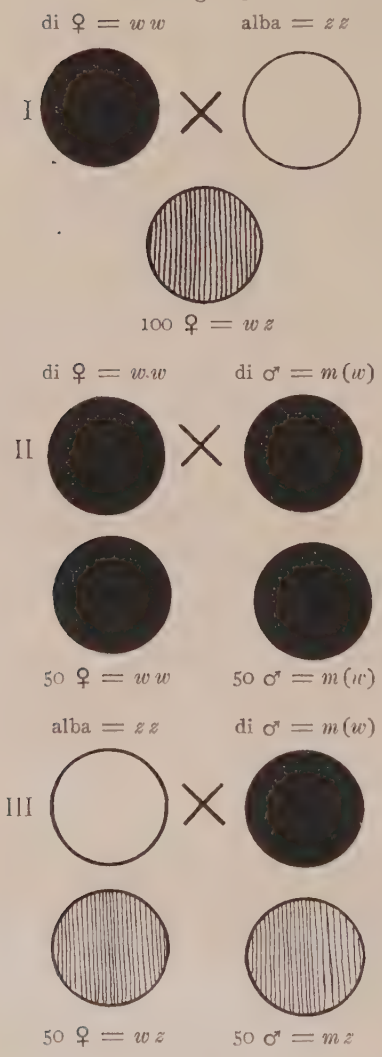
[2]) Erstere nach Doncaster, letztere nach Darwin. Vgl. im übrigen Doncaster 1904; Bateson 1909; Little, Sci., N. S., Vol. 35, 1912.

[3]) Bateson u. Saunders 1902, S. 130; Castle 1903. Vgl. auch Bateson 1904, S. 13; 1909, S. 164.

reziprok gekreuzt und außerdem das Sexualverhältnis der reinen B. dioica bestimmt.

Die drei Versuche ergaben folgendes (Fig. 103):

Fig. 103.



Schema für Correns' Bryonia-Versuche.

I. Bryonia dioica ♀ × B. alba ♂. Resultat: 100 Proz. weibliche Bastarde.

II. Bryonia dioica ♀ × B. dioica ♂. Resultat: 50 Proz. weibliche, 50 Proz. männliche Pflanzen.

III. Bryonia alba ♀ × B. dioica ♂. Resultat: 50 Proz. weibliche, 50 Proz. männliche Bastarde.

Correns glaubt seine Befunde mit Hilfe der Annahme deuten zu können, daß sich die Geschlechter diöcischer Pflanzen genau wie ein mendelndes Merkmalpaar verhalten, so daß also gewissermaßen eine männliche und eine weibliche Rasse oder Sippe besteht. Insbesondere würde nach Correns B. dioica-♂ heterozygot männlich-weiblich mit dominierender Männlichkeit ($m[w]$), B. dioica-♀ homozygot weiblich ($w\,w$) sein. Die reifen Keimzellen sind vor der Befruchtung (progam) bestimmt: denn auf Grund der bei der Pollenbildung stattfindenden Spaltung haben die männlichen Keimzellen zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Geschlechtstendenz, während die weiblichen durchweg weibliche Tendenz besitzen. Die definitive Entscheidung über das Geschlecht der Nachkommen erfolgt erst bei der Befruchtung (syngam), indem beim Zusammentreffen der weiblich gestimmten Eizellen mit männlich gestimmten Pollenkörnern die männliche Tendenz überwiegt.

In der Tat würden sich von der gemachten Voraussetzung aus die Ergebnisse der drei Versuche ohne Schwierigkeit erklären lassen. Bezeichnet man die männliche dioica mit $m(w)$, die weibliche mit $w\,w$

und stellt ihnen die einhäusige alba als „homozygot zwittrig", *z z*. gegenüber, so werden im Versuch I nur einerlei Zygoten *w z* gebildet, welche, wenn Zweihäusigkeit (*m* und *w*) als dominant über Einhäusigkeit (*z*) angenommen wird, lauter weibliche Individuen liefern. Im Versuch II werden infolge der Aufspaltung von *w w* und *m*(*w*) zweierlei Zygoten (*w w* und *m w*) gebildet, aus denen weibliche und männliche dioica-Individuen in gleicher Anzahl hervorgehen. Im Versuch III würde unserer Voraussetzung nach eine Aufspaltung von *z z* und *m*(*w*) stattfinden, die zur Bildung von zweierlei Zygoten *w z* und *m z*, also zur Bildung von 50 Proz. männlichen und 50 Proz. weiblichen Bastarden führt.

Vom Boden der An- und Abwesenheitshypothese aus kann man auch annehmen[1]), daß die männlichen dioica-Individuen heterozygot sind mit Bezug auf einen Geschlechtsfaktor ***M***, dessen Anwesenheit die Ausbildung männlicher Sexualorgane an Stelle der weiblichen bewirkt, und ferner, daß beide Geschlechter der diöcischen Form mindestens einmal noch einen zweiten Faktor ***D*** aufweisen dessen Anwesenheit Geschlechtstrennung (Diöcie) bewirkt, während seine Abwesenheit bei hermaphroditischen Formen Zwittertum hervorruft. Dann ergeben sich unter der weiteren Voraussetzung, daß den zwittrigen Formen der Faktor ***M*** fehlt (die männlichen Organe treten nicht an Stelle der weiblichen, sondern beide bestehen nebeneinander!), folgende Formeln:

Zweihäusige Art, Männchen . . . . . *D D M m*
Zweihäusige Art, Weibchen . . . . . *D D m m*
Zwittrige Art . . . . . *d d m m.*

Werden nun z. B. dioica-♀ mit den Pollen der zwittrigen Art bestäubt (Versuch I), so müssen sich Individuen von der Formel *D d m m*, d. h. weibliche diöcische Formen ergeben. Beim Versuch II und III werden je zweierlei Zygoten, nämlich *D D M m* und *D D m m*, bzw. *D d M m* und *D d m m*, gebildet. In beiden Fällen müssen also, wie der Versuch tatsächlich ergeben hat, gleich viel männliche und weibliche diöcische Individuen entstehen.

Gegenüber der Annahme von Castle, wonach beide Geschlechter in bezug auf das Geschlecht heterozygot sind, führen also die Ergebnisse von Correns zu der Vorstellung, daß nur eines von ihnen heterozygot oder, wie man jetzt in der Regel sagt, heterogametisch (Wilson), das andere homozygot oder homogametisch ist. In der Tat scheinen alle neueren Untersuchungen, sowohl die experimentellen wie die zytologischen, darauf hinzuweisen, daß sich die beiden Geschlechter in dieser Hinsicht verschieden verhalten, wenn auch im einzelnen die Ergebnisse und Anschauungen auseinanderweichen.

Die gleichen Verhältnisse, wie bei Bryonia, haben sich auch bei der Kratzdistel (Cirsium) auf Grund analoger Kreuzungen zwischen diöcischen und zwittrigen Formen ergeben[2]) (Correns), und ferner

[1]) Vgl. Baur 1911, S. 141, wo aber andere Buchstaben eingeführt sind. Über andere Deutungen der Corrensschen Versuche vgl. Bateson 1909, S. 168; Castle 1909.

[2]) Genauer: zwischen C. arvense, einer subdiöcischen Form, bei welcher die ♂ in morphologischer Hinsicht Zwitter sind, und mehreren gynodiöcischen Arten, bei welchen neben zwittrigen auch weibliche Individuen vorkommen (Correns 1916).

konnte auf zoologischem Gebiet auf Grund von Versuchen über geschlechtsbegrenzte Vererbung (s. u.) die Auffassung begründet werden, daß bei dem berühmt gewordenen Morganschen Objekt, der Tau- oder Fruchtfliege (Drosophila)[1]), das männliche Geschlecht heterogametisch ist. Dasselbe scheint für den Menschen zu gelten (s. Kap. 31).

Auf der anderen Seite lassen sich viele Zuchtergebnisse auf zoologischem Gebiet am einfachsten erklären, wenn man die weiblichen Tiere als heterozygot mit dominierender Weiblichkeit, also als heterogametisch, betrachtet. Den Schlüssel zu diesem Ergebnis haben die Vererbungserscheinungen sogenannter **geschlechtsbedingter Merkmale** geliefert, d. h. solcher Eigenschaften, die, ähnlich wie z. B. die Schwarz-Orange-Färbung der Katzen (s. o.), in engem Zusammenhang mit dem Geschlecht vererbt werden. Im voraus sei gleich hier

Fig. 104.

Abraxas grossulariata und var. lacticolor. Nach Doncaster und Raynor.

bemerkt, daß zur Erklärung der Erscheinungen, insbesondere des verschiedenen Verhaltens der Produkte reziproker Kreuzungen eine **Abstoßung** (Repulsion) zwischen dem im heterozygoten weiblichen Geschlecht einfach vorhandenen „Weiblichkeitsfaktor" F und derjenigen (positiven) Erbeinheit (nennen wir sie allgemein G) anzunehmen ist, welche über die dem „geschlechtsbedingten Merkmal" zugrunde liegende (negative) Erbeinheit (g) dominiert. Bei der Geschlechtszellenbildung der $Ff.Gg$-Individuen treten also F und G und ebenso, wie angenommen wird, ihre Gegenstücke f und g nie in einer Gamete zusammen, vielmehr werden immer nur die zwei Gametensorten Fg und fG gebildet.

Ein besonderes klares Beispiel bildet nach Untersuchungen von Doncaster der Stachelbeerspanner, Abraxas grossulariata (Fig. 104). Wird die typische grossulariata-Form mit der hellen Varietät lacticolor, von welcher im Freien nur ♀♀ gefunden werden, gekreuzt, so ergeben sich folgende Produkte:

[1]) Morgan 1911, sowie Sci., Juli 22, 1910 und April 7, 1911.

I. lact.-♀ × gross.-♂. Nachkommen: gross.-♂ und gross.-♀ in ungefähr gleicher Anzahl.

II. gross.(hybr.)-♀ × gross.(hybr.)-♂. Nachkommen: gross.-♂ (14), gross.-♀ (4), lact.-♀ (7).

III. lact.-♀ × gross.(hybr.)-♂. Nachkommen: gross.-♂, gross.-♀, **lact.**-♂, lact.-♀, in ungefähr gleicher Anzahl.

IV. gross.(hybr.)-♀ × **lact.**-♂. Nachkommen: gross.-♂, lact.-♀, in ungefähr gleicher Anzahl.

D. h. in der F_1-Generation (Versuch I) treten nur gross.-♂ und -♀, in der F_2-Generation (Versuch II) außerdem lact.-♀ auf. Daraus ergibt sich zunächst. 1. daß die Färbung gross. > lact., und 2. daß in F_2 das Mendelsche Zahlenverhältnis nicht rein herauskommt. Da nun, wie im Freien, so auch bei dieser Kreuzung die Männchen von lacticolor fehlen, so liegt die Annahme nahe, daß es das Geschlecht ist, welches das Zahlenverhältnis irgendwie beeinflußt.

Werden nun lact.-♀ mit hybriden ♂ gekreuzt (Versuch III), so treten neben gross.-♂, gross.-♀ und lact.-♀ auch lact.-♂ auf, während andererseits bei der Kreuzung dieser lact.-♂ mit hybriden ♀ (Versuch IV) nur lact.-♀ und gross.-♂ erzeugt werden.

Um diese Verhältnisse zu erklären, kann man die Annahmen machen, 1. daß die Stammform grossulariata einen Faktor *G* besitzt, welcher der Varietät lacticolor fehlt; 2. daß (im Gegensatz zu Bryonia) die **weiblichen** Individuen in bezug auf das Geschlecht heterogametisch, also heterozygot mit dominierender Weiblichkeit, sind oder (nach der An- und Abwesenheitshypothese), daß sie einen die Weiblichkeit bedingenden Faktor *F*, der den Männchen vollkommen fehlt, in der Einzahl besitzen; 3. daß bei der Gametenbildung weiblicher Hybriden $Gg.Ff$ zwischen den Faktoren *F* und *G* eine Repulsion stattfindet, derart, daß sie nie in einer Gamete zusammentreffen. Demnach würden von solchen gross.-♀, welche auch bezüglich der Färbung heterozygot sind ($Gg.Ff$), statt der erwarteten viererlei Gameten nur zweierlei gebildet, nämlich Gf und gF. Bezeichnet man dann die Ausgangstiere durch die Formeln $gg.Ff$ (= lact.-♀) und $GG.ff$ (= gross.-♂), ihre Gameten durch gF, gf, bzw. Gf, Gf, so finden, wie unter Berücksichtigung von Punkt 3 leicht nachgerechnet werden kann, die Ergebnisse Doncasters eine einfache Erklärung.

Eine ähnliche Erklärung können zahlreiche andere Fälle von geschlechtlich bedingter Vererbung finden, so z. B. wenn nach Spillman, Pearl und Surface[1]) bei der Kreuzung gesperberter

[1]) Spillman, Amer. Nat., Vol. 42, 1909, Pearl u. Surface 1910, 1911. Über die Frage, ob Sperberung als Kreuzungsnovum entstehen kann, vgl. R. Pearl, Biol. Bull., Vol. 22, 1912, S. 297.

Plymouth Rock-Hähne und der Hennen nicht-gesperberter [1]) indischer Kämpfer die F_1-Tiere in beiden Geschlechtern gesperbert, bei der reziproken Kreuzung aber alle ♂ gesperbert, alle ♀ nicht-gesperbert sind (vgl. den Abraxas-Versuch IV). Diese Ergebnisse, sowie die Erscheinungen in der F_2-Generation werden nämlich verständlich, wenn man, ähnlich wie bei Abraxas, annimmt, daß der Sperberfaktor B und der die Ausbildung weiblicher Organe statt männlicher bedingende Faktor F sich gegenseitig abstoßen, so daß sie nie innerhalb einer Gamete zusammentreten.

Es gibt also keine Gameten von der Zusammensetzung BF. Daraus würde zunächst folgen, daß gesperberte Weibchen stets auch in bezug auf den Sperbercharakter heterozygot sind, da sich ja die Faktoren B und F, welche sie offenbar enthalten, nur auf dem Wege $Bf \times bF$ in einer Zygote zusammenfinden können. Die Erbformeln lauten dann im ganzen:

Gesperb. Plym.-♂ . . . . . $Bf \times Bf = BB.ff$
Gesperb. Plym.-♀ . . . . . $Bf \times bF = Bb.Ff$
Ind.-♂ . . . . . $bf \times bf = bb.ff$
Ind.-♀ . . . . . $bF \times bf = bb.Ff.$

woraus die Erklärung für die Ergebnisse von Spillman, Pearl und Surface leicht abzuleiten sind.

Etwas abweichend liegen die Verhältnisse bei der Kreuzung braune Italiener ♂ × Seidenhuhn ♀, wenn man die für das Seidenhuhn charakteristische tiefe Pigmentierung von Haut, Peritoneum und Periost als Unterscheidungsmerkmal in Betracht zieht. Hier besteht kein Dominanzverhältnis, vielmehr sind in F_1 beide Geschlechter intermediär, bei der reziproken Kreuzung sind die Hähne intermediär, die Hennen tief pigmentiert. Man hat hier eine Repulsion zwischen einem Inhibitionsfaktor, welcher die Bildung des Hautpigmentes verhindert, und F anzunehmen [2]).

Ferner wurden als geschlechtsbegrenzte Merkmale beschrieben: Die „goldene" Farbe der Assendelver Hühner [3]), die „verdünnten" Farben (braun, gelb, silberfarbig) der Tauben [4]), die weiße Farbe der Lachtaube [5]) und die rote Augenfarbe der Kanarienvögel [6]).

Die Deutung aller dieser Befunde vom Standpunkt der Faktoren- und speziell der An- und Abwesenheitshypothese aus hat das Mißliche, daß dem einen Geschlecht durch die Annahme eines ihm zugrunde liegenden positiven Geschlechtsfaktors von vornherein eine Art Vorzugsstellung vor dem anderen eingeräumt wird, während doch

[1]) Die ♂ der Cornish Indian Games sind vorzugsweise schwarz, die ♀ größtenteils mahagonibraun mit schwarzer Zeichnung. Die Sperberung wird von den englischen Züchtern als barred oder cuckoo color bezeichnet.

[2]) Bateson u. Punnett, Journ. Gen., Vol. 1, 1911.

[3]) Nach Hagedoorn. Vgl. Baur, Einf., 2. Aufl., S. 201.

[4]) Staples-Browne 1912, Cole 1914, s. Kap. *22/23*, S. *232* u. *233*.

[5]) Strong, Biol. Bull., Vol. *23*, 1912. Vgl. Bridges, Genetics, Vol. 1, 1916, u. Little, Amer. Nat., Vol. 54, 1920.

[6]) Noorduyn, Arch. Rass. Ges. Biol., 5. Jahrg., 1908; Durham u. Marryat, Rep. Evol. Ctee, Vol. 4, 1908; Sturtevant, Journ. Exp. Zool., Vol. 12, 1912; vgl. Little, l. c.

beim sexuellen Dimorphismus in den meisten Fällen die Beobachtungen dahin gehen, daß sich die Merkmale der beiden Geschlechter in mehr selbständig-divergierender Weise vom Gattungstypus aus entwickelt haben, und daß, wie schon Darwin annahm, jedes Geschlecht die Charaktere des anderen latent enthält. So ist denn wiederholt, u. a. von Morgan (1911), die Ansicht ausgesprochen worden, daß in jedem Geschlecht beide Zustände durch besondere Erbeinheiten vertreten sein müssen.

Im Falle von Abraxas z. B. muß jede Gamete sowohl eine männliche wie eine weibliche Erbeinheit enthalten, aber während es nur einerlei männliche Erbeinheiten (*m*) gibt, bestehen zwei Sorten von weiblichen, eine stärkere (*F*) und eine schwächere (*f*). Das Männchen liefert nur Gameten von der Zusammensetzung *fm*, das Weibchen dagegen sowohl *Fm*-, als *fm*-Gameten. In den Zygoten *Fm.fm* gibt die stärkere Einheit *F* den Ausschlag zugunsten des weiblichen Charakters, während aus den Zygoten *fm.fm* Männchen hervorgehen.

Zu einer ähnlichen Auffassung ist Goldschmidt bei der Kreuzung verschiedener Rassen des Schwammspinners (Lymantria dispar) gelangt. Er fand, daß bei bestimmten Kreuzungen Weibchen oder Männchen auftreten, die in der Befiederung der Antennen, in der Form des Abdomens, in der Form und Farbe der Flügel usw. in verschiedenem Grade die Attribute des entgegengesetzten Geschlechtes entwickeln (weibliche bzw. männliche Intersexualität). Goldschmidt wurde nun weiterhin zu einer Unterscheidung „schwacher" und „starker" Rassen geführt: zu ersteren gehören alle europäischen und amerikanischen, sowie einige japanische Rassen, zu den starken die übrigen Japaner. Im speziellen ergab sich, daß in sämtlichen Rassen zwischen Kreuzungen von Weibchen schwacher Rassen mit Männchen starker Rassen in F_1 normale ♂♂, aber intersexuelle ♀♀ auftraten, dagegen in den reziproken Kreuzungen ausnahmslos normale ♂♂ und ♀♀. Eine Erklärung ergibt sich durch die Annahme eines auch die sekundären Geschlechtscharaktere bedingenden Männlichkeitsfaktors *M*, der im männlichen Geschlecht homozygot (*MM*), im weiblichen heterozygot (*Mm*) auftritt und in den einzelnen Rassen in verschiedener Potenz oder Valenz vorkommt, und ferner durch die Annahme eines besonderen, vielleicht im Eiplasma (nicht im Kern) gelegenen Paares von Weiblichkeitsfaktoren *FF*[1]). Die vollständigen Geschlechtsformeln sind also: ♂ = *FF.MM*, ♀ = *FF.Mm*. Die Valenz des Männlichkeitsfaktors ist im allgemeinen so dosiert, daß eine Dose *M* quantitativ geringwertiger ist als die Weiblichkeitsbestimmer *FF*, zwei Dosen aber höherwertig. Es bestehen also im allgemeinen die Relationen $Mm < FF$ und $MM > FF$. In starken Rassen hat aber *M* eine höhere Valenz M_1, M_2..., und so kann es z. B. vorkommen, daß bei der Kreuzung $FF.Mm \times FF.M_1M_1$ in den eigentlich weiblich bestimmten Zygoten $FF.mM_1$ das Über-

[1]) Goldschmidt setzt statt *FF* das Symbol $|\underline{F}|$, um anzudeuten, daß *F* vielleicht nicht ein Erbfaktor im üblichen Sinne ist.

gewicht des Weiblichkeitsfaktors FF über mM_1 nicht ausreichend ist, um dem Keim einen ausgesprochen weiblichen Charakter aufzuprägen. Es entstehen also intersexuelle Weibchen.

Auch der sexuelle Polymorphismus der Schmetterlinge, d. h. die Erscheinung, daß neben einer männlichen Form an der nämlichen oder an verschiedenen Örtlichkeiten mehrere Weibchenformen auftreten, kann von der Annahme aus erklärt werden, daß die Geschlechtsfaktoren gleichzeitig die primären und die sekundären Geschlechtscharaktere bedingen. Ein bekanntes Beispiel ist Papilio Memnon, bei welchem mindestens 10 verschiedene ♀♀ vorkommen. De Meijere[1]) hat mit drei von ihnen Kreuzungsversuche angestellt: von diesen ist Laomedon dem dunkel gefärbten ♂ (Memnon) am ähnlichsten, Agenor hat ein weißes Querband am Hinterflügel, Achates außerdem Schwänze an den Hinterflügeln, ähnlich unserem P. Machaon. Die Versuche ergaben zunächst, daß jedes ♂ das Kleid von 1 bis 2 ♀-Sorten vererbt, daß auch jedes ♀ die Anlage eines anderen Kleides mit sich führen kann und schließlich, daß die Achates-Anlage epistatisch über die Agenor- und diese über die Laomedon-Anlage ist. Versteht man unter M die Anlage für den männlichen Memnon-Charakter, unter F, F_1, F_2 die Faktoren für das Laomedon-, Agenor- und Achates-Merkmal (wobei $F_2 > F_1 > F$), so würde, wenn wir ähnliche Formeln, wie bei Lymantria anwenden, z. B. ein Achates-♀ die Formel $F_2F_2 . Mm$ oder $F_2F_1 . Mm$ haben können, im letzteren Fall also die Agenor-Anlage mit sich führen. Wird ein solches ♀ mit einem ♂, das ebenfalls die Agenor-Anlage enthält ($F_1F_1 . Mm$), gepaart, so müssen die weiblichen Nachkommen teils heterozygotische Achates-, teils homozygotische Agenor-Weibchen sein, womit eines der Versuchsergebnisse im Einklang steht[2]).

Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung. Auf Grund der gewonnenen Anschauungen, sowie der Ergebnisse zytologischer Forschungen, über die später (Kap. 35) zu berichten ist, konnte auch die Frage nach dem Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung der Lösung näher gebracht werden. Man konnte hier zunächst drei Hauptmöglichkeiten unterscheiden: es kann die geschlechtliche Determinierung der Keime schon vor der Befruchtung erfolgen — progame Bestimmung — oder durch den Befruchtungsakt selbst — syngame Bestimmung — oder erst nach erfolgter Befruchtung in irgend einer Phase der Entwickelung — epigame (metagame) Bestimmung[3]). Die Unterscheidung hat im wesentlichen allgemeine Annahme gefunden, es stellte sich aber doch heraus, daß eine natürliche Einteilung der überaus mannigfaltigen Erscheinungen nur möglich ist, wenn man den Sinn der Silbe „gam" weiter fast und darunter alle mit der Gameten- und Zygotenbildung zusammenhängenden Vorgänge, also Reifung (Richtungskörperbildung) und Befruchtung, versteht. Dann ist die Bezeichnung progam, wie dies Nachtsheim vorgeschlagen hat, auf die Fälle zu beschränken, in denen das Geschlecht bereits im wachsenden Ei oder noch früher, jedenfalls aber vor der Reifung (unabhängig vom Chromosomenbestand) festgelegt ist.

Es sind dann folgende Fälle zu unterscheiden:

[1]) Vgl. 1910, sowie Arch. Rass. Ges. Biol., Jahrg. 8, 1911.

[2]) Über andere Deutungsmöglichkeiten vgl. Baur, Einf., 2. Aufl., S. 208, und Plate, Vererb., S. 228.

[3]) Haecker 1902, S. 93.

1. Ausgesprochen **progam** ist die Geschlechtsbestimmung bei dem Annelid Dinophilus, bei welchem im Ovarium desselben Individuums große „Weibchen-Eier“ und kleine „Männchen-Eier“ zu unterscheiden sind [1]). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei marinen Rotatorien (Seisoniden) [2]) und bei einer Milbe (Pediculopsis graminum) [3]). Ferner haben Whitman und Riddle bei Tauben gefunden, daß bei künstlich gesteigerter Produktion im Sommer aus dem ersten Ei jedes Gelege ein ♂, aus dem zweiten, um 9 bis 13 Proz. größeren Ei ein ♀ hervorgeht. Hier scheint also ein Zusammenhang zwischen dem Geschlecht und der schon im Ovarium bestimmten Dottergröße zu bestehen [4]).

Bei amerikanischen, auf dem Hickorynußbaum lebenden Phylloxeren (mit nur 3 Generationen) erzeugen die einen ♀♀ der zweiten parthenogenetischen (fundatrigenen = sexuparen) Generation große ♀♀-Eier, die anderen kleine ♂♂-Eier (Morgan, Sci., N. S., Vol. 29, 1909). Vgl. auch C. Börner, Abh. Nat. Ver. Bremen, Bd. 23, 1914.

2. Eine Zwischenstufe zwischen pro- und syngamer Bestimmung (**pro-syngame** Bestimmung) findet sich bei heterogonen [5]) Süßwasserrädertieren (Hydatina u. a.). Auch hier werden Eier von verschiedener Größe erzeugt, aber gegenüber Dinophilus besteht insofern ein Unterschied, als bei diesem jedes ♀ sowohl ♂- als ♀-Eier erzeugen kann, während bei letzteren weibchenerzeugende und männchenerzeugende ♀♀ auftreten. Die großen Weibchen-Eier können sich nur parthenogenetisch entwickeln und werden stets zu ♀♀, die kleinen Männchen-Eier können befruchtet und dadurch geschlechtlich umgestimmt werden. Sie wachsen zu großen, dickschaligen Dauereiern heran, aus denen ♀♀ hervorgehen. Das Geschlecht ist also wenigstens bei den Männchen-Eiern nicht endgültig progam bestimmt [6]).

Die folgenden vier Modi sind zum syngamen Typus zu rechnen:

3. Die **diplo-syngame** [7]) Geschlechtsbestimmung ist dadurch gekennzeichnet, daß sowohl zweierlei Samenzellen (männlich und weiblich bestimmende) als zweierlei Eizellen (männlich und weiblich bestimmte) gebildet werden und daß das Geschlecht durch eine Art Konkurrenzkampf entschieden wird. Seit Thury und Düsing ist

---

[1]) Nach Beobachtungen von Metschnikoff (1881) und besonders Korschelt (1887). Eine genaue zytologische und experimentelle Untersuchung hat Nachtsheim (1919) vorgenommen. Andere Dinophilus-Arten scheinen sich abweichend zu verhalten.

[2]) Vgl. Nachtsheim, S. 119.

[3]) Nach E. Reuter, Festschr. f. Palmén, Bd. 1, Helsingfor 1907. Vgl. Nachtsheim, S. 121.

[4]) Vgl. Riddle 1914.

[5]) Mit wechselweise amphigoner und parthenogenetischer Vermehrung.

[6]) Vgl. Nachtsheim, S. 119.

[7]) Ich werde hier in Anlehnung an Nachtsheim die Ausdrücke diplo-, arrheno- und thelyo-syngam anstatt der von mir früher (2. Aufl., S. 275) gebrauchten diplo-, arrheno- und thelyo-progam anwenden.

diese Ansicht wiederholt ausgesprochen worden [1]). Auch R. Hertwig [2]) kam bei seinen Untersuchungen mit Wasserfröschen (s. unten) zu der Annahme, daß nicht bloß der in der Eizelle eingeschlossene Geschlechtsfaktor und besondere physiologische Zustände der Eier (Überreife), sondern auch die Beschaffenheit der Samenzellen einen Einfluß auf die Entwickelung des Geschlechtes haben können. Hierher gehören auch die Anschauungen, die Goldschmidt bei Lymantria gewann.

4. Die **arrheno-syngame** [3]) Geschlechtsbestimmung kommt dadurch zustande, daß einerlei Eier, aber zweierlei männliche Fortpflanzungszellen gebildet werden und diese dem Ei den männlichen oder weiblichen Charakter aufprägen, daß also das männliche Geschlecht heterogametisch, das weibliche homogametisch ist. Das klassische Beispiel bildet die Zaunrübe (Bryonia). Auch für die Taufliege (Drosophila) gilt dieses Verhältnis, und zytologische Untersuchungen (s. Kap. 35) haben zu der Ansicht geführt, daß vor allem auch die Hemipteren diesem Typus angehören.

5. Bei der **thelyo-syngamen** [3]) Bestimmung existieren zweierlei Eizellen, aber einerlei Samenzellen. Hier ist also das weibliche Geschlecht heterogametisch. Von der progamen Bestimmung würde dieser Typus dadurch unterschieden sein, daß hier nach der zurzeit am meisten verbreiteten Annahme der Charakter der Eizellen erst in der Reifungsperiode bei der Gametenbildung entschieden wird. Bei Schmetterlingen (Abraxas, Lymantria) und Vögeln (Hühner, Tauben, Kanarienvogel) wurde dieser Typus durch Kreuzungen, bei ersteren auch zytologisch nachgewiesen. Auch für den Wasserfrosch ist nach R. Hertwig die Annahme, daß das weibliche Geschlecht heterogametisch ist, und daß zweierlei Eier (*F* und *f*), aber einerlei Samenzellen (*f*) gebildet werden, die nächstliegende. Hertwig fand, daß bei Überreife der Eier, wie sie durch längeres künstliches Zurückhalten im Uterus bewirkt wird, die Zahl der ♂♂ erhöht wird, und glaubt, daß die Überreife die Reifungsteilungen derart beeinflußt, daß hauptsächlich nur *f*-Eier gebildet werden.

6. Der bei den Bienen, Hummeln und Wespen vorkommende Hymenopterentypus (R. Hertwig) oder **eu-syngame** Typus ist das bekannteste Beispiel der syngamen Geschlechtsbestimmung. Hier gehen, wie für die Biene allgemein bekannt ist, aus befruchteten Eiern nur weibliche, aus unbefruchteten nur männliche hervor: es entscheidet also Befruchtung oder Nichtbefruchtung über das Geschlecht. Vermutlich ist dieser Modus aus dem arrheno-syngamen dadurch ent-

---

[1]) Thury 1863, Düsing 1883, Delage (L'hérédité. 2. Aufl. Paris 1903), Cuénot (Bull. sc. Fr. Belg., T. 32, 1899), Castle 1903. Düsing kam zu der Anschauung, daß junge Eier und älteres Sperma weibliche, ältere Eier und junges Sperma männliche Tendenz haben und daß auf Grund dieses Gegensatzes eine Selbstregulierung im Zahlenverhältnis der Geschlechter zustande komme.

[2]) 1907; 1912, S. 86.

[3]) ἄῤῥην Männchen, θῆλυς weiblich.

standen, daß im männlichen Geschlecht die männchenbestimmenden Spermatozoen (*M*-Gameten) in Wegfall gekommen sind, so daß bei jedem Befruchtungsakt zwei *m*-Gameten zusammentreffen, also ein weibliches (*mm*-)Individuum zustande kommt.

7. In einigen Fällen kann gezeigt werden, daß das Geschlecht endgültig erst nach der Befruchtung, also **epigam** bestimmt wird. So scheint bei der hochgradig sexuell dimorphen Gephyree Bonellia viridis — die zwergartigen ♂♂ parasitieren an dem festsitzenden ♀ — das befruchtete Ei und noch die junge Larve geschlechtlich indifferent zu sein. Haben die Larven Gelegenheit, sich an einem alten ♀ festzusetzen, so werden sie zu ♂♂, fehlt ihnen diese Möglichkeit, so entstehen ♀♀ [1]).

Beim Aale, dessen Fortpflanzungsverhältnisse bis in die letzte Zeit ein vielumstrittenes Problem gebildet haben, können nach neueren Beobachtungen von Grassi [2]) bei einem Teil der Individuen die Keimdrüsenanlagen, die sogenannten Syrskischen Organe, entweder zu Hoden, oder bei günstigeren Lebensbedingungen (Wärme, gute Nahrung) zu Ovarien werden. Andere Individuen zeigen schon sehr frühe ausgeprägte Eierstöcke.

Mehrere andere Tatsachen weisen darauf hin, daß das Geschlecht mindestens in sehr frühen Entwickelungsstadien determiniert wird. Dies kann man daraus entnehmen, daß beim Menschen die sogenannten identischen oder eineiigen Zwillinge, die zweifellos durch nachträgliche Teilung eines jungen Keimes entstehen [3]), stets einerlei Geschlechts sind, daß ferner beim Gürteltier (Tatusia) die Embryonen eines Wurfes, die durch vegetative Teilung eines Keimes entstehen, also die Erscheinung der Polyembryonie zeigen, sämtlich das gleiche Geschlecht aufweisen und daß das nämliche für parasitische Schlupfwespen (Encyrtus) gilt, bei welchen der Keim im Morula-Stadium in eine große Anzahl kettenförmig verbundener Embryonen zerfällt.

Geschlechtsverhältnis. Auch die Tatsache, daß das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei vielen Tierarten ungefähr 1 : 1 beträgt, meistens aber in regelmäßiger Weise um einen gewissen Betrag von dieser Relation abweicht, läßt sich jetzt einigermaßen verständlich machen. Man nennt dieses Verhältnis das Geschlechts- oder Sexualverhältnis, und zwar versteht man speziell darunter die Zahl der lebendgeborenen männlichen Individuen, berechnet auf 100 lebendgeborene ♀♀. Es beträgt beim Menschen in Mitteleuropa 106 [4]), beim Rind, vielleicht je nach Rasse und Ernährung, 104 bis 107,

[1]) Baltzer, Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 22, 1914.

[2]) B. Grassi, R. Comitato talassograph. ital., Mem. 67. Venezia 1919.

[3]) Der einzige Fall einer vegetativen Vermehrung bei Wirbeltieren.

[4]) Vgl. Düsing 1883. Bei kubanischen Farbigen beträgt es nach Heape 99,3, bei nordamerikanischen Negern 98,53 (vgl. R. Hertwig 1912, S. 68), nach Little (Proc. Nat. Ac. Sci., Vol. 6, 1920) 96.

beim Pferd 98,3 (beim Rennpferd nach Darwin 99,7), beim Schwein 111,8, ferner beim Huhn 94,7, bei der Kröte Bufo lentiginosus 93, bei 40 Schmetterlingsarten nach Standfuß im Durchschnitt 106,93, beim Wurm Dinophilus apatris bei den einzelnen Lokalrassen 40 bis 100.

Wenn nun wirklich das eine Geschlecht heterozygot, das andere homozygot ist, wenn also z. B. für eine Paarung die Formel $Mm \times mm$ gilt, so werden nach den Regeln der Rückkreuzung (S. 215) im Durchschnitt 50 Proz. der unmittelbaren Nachkommen männlich (Mm), 50 Proz. weiblich (mm) sein. Die regelmäßigen Abweichungen des Geschlechtsverhältnisses von der Mittellage könnten dann darauf beruhen, daß irgendwelche, im allgemeinen wohl trophische Einflüsse (beim Wasserfrosch die Überreife) den Ablauf der Reifungsteilungen beeinflussen, so daß keine reine Spaltung der Geschlechtsfaktoren zustande kommt und so vielleicht die Verteilung der „Geschlechtschromosomen" (Kap. 35) beeinflußt wird [1]). Auch könnte angenommen werden, daß da, wo das männliche Geschlecht heterogametisch ist, die beiden Spermatozoensorten infolge verschiedenen Chromatingehaltes verschieden stark beweglich sind und daher verschieden große Aussicht haben, zur Befruchtung zu gelangen [2]).

Literaturverzeichnis zu Kapitel 25.

Bateson u. Saunders, s. oben S. 232.
Bateson, W., Address to the Zoological Section. Brit. Ass. Advanc. Sci., Cambridge 1904.
—, Mendel's Principles of Heredity. Cambridge 1909.
Baur 1911, s. oben S. 232.
Bugnion, E., Les cellules sexuelles et la détermination du sexe. Bull. Soc. Vaud. Sci. nat., Vol. 46, 1910.
Castle, W. E., The heredity of sex. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., Vol. 40, 1903.
—, A Mendelian view of sex-heredity. Sci., N. S., Vol. 29, 1909.
Correns, C., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Berlin 1907.
—, Untersuchung über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. Sitzber. Akad. Wiss., Berlin, Bd. 20, 1916.
Darwin, Ch., Das Variieren usw., s. oben S. 16.
Doncaster, L., On the Inheritance of Tortoiseshell and Related Colours in Cats. Proc. Cambr. Phil. Soc., Vol. 13, 1904.
—, Sex inheritance in the moth Abraxas etc. Rep. Evol. Comm., Nr. 4, 1908.
Düsing C., Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses usw. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. 17, 1884.
Goldschmidt, R., Erblichkeitstudien an Schmetterlingen. I. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 7, 1912.
—, Untersuchungen über Intersexualität. Ebenda, Bd. 23, 1920.
—, Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Vortr. u. Aufs. Entw.-Mech., Heft 24, 1920 (1920a).

[1]) Vgl. R. Hertwig 1912, S. 98, 103.
[2]) Vgl. Lenz 1912, S. 24; Schleip 1912, S. 306.

Haecker, V., Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr., Bd. 37, 1902.
Hertwig, R., Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. D. Zool. Ges. 1905.
—, Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Ebenda 1906 u. 1907.
—, Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Centralbl., Bd. 32, 1912.
Klebs, G., Über das Verhältnis des männlichen und weiblichen Geschlechts in der Natur. Jena 1894.
Lang, A., Über Vererbungsversuche. Verh. D. Zool. Ges. 1909.
Lenhossék, M. v., Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.
Lenz, F., 1912, s. Kap. 17, S. 169.
Meijere, J. C. H. de, Über Jacobsons Züchtungsversuche bezügl. d. Polymorph. v. Pap. Memnon. Zeitschr. ind. Abst., Jahrg. 8, 1910.
Mendel, G., Briefe an Nägeli, s. oben S. 232, unter Correns.
Morgan, T. H., Is the female frog heterozygous etc.? Am. Naturalist, Vol. 45, 1911.
—, The application of the conception of pure lines to sex-limited inheritance etc. Ebenda, Vol. 45, 1911.
—, Heredity and sex. Oxford Univ. Press 1913.
Nachtsheim, H., Zytol. und exp. Untersuchung über die Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus. Arch. mikr. Anat., Bd. 93, II, 1919.
Pearl, R. and Surface, F. M., On the inher. of the barred color pattern in poultry. Arch. Entw.-Mech., Bd. 30, 1910.
— —, Further data regarding the sex-lim. inherit. Sci., N. S., Vol. 32, 1911.
Riddle, O., The determ. of sex. and its exp. control. Bull. Amer. Acad. Med., Vol. 15, 1914.
Schleip, W., Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Erg. u. Fortschr. Zool., Bd. 3, 1912.
Schultze, O., Zur Frage der geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. mikr. Anat., Bd. 63, 1903.
Spillman, W. J., Spurious Allelomorphism. Am. Naturalist, Vol. 42, 1909.
Steinach, E., Geschlechtstrieb und echt sek. Geschlechtsmerkmale usw. Centralbl. Physiol., Bd. 24, 1910.
—, Willkürl. Umwandlung der Säugetiermännchen usw. Pflüg. Arch., Bd. 144, 1912.
—, Entwickelung der vollen Männlichkeit usw. Centralbl. Physiol., Bd. 27, 1913.
Strasburger, E., Versuche mit diöc. Pflanzen in Rücks. auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl., Bd. 20, 1900.
Tandler, J. u. Groß, S., Die biologische Grundlage der sek. Geschlechtscharaktere. Berlin 1913.
Thury, M., Über das Gesetz der Erzeugung der Geschlechter. Übersetzt von H. A. Pagenstecher. Leipzig 1863.

Sechsundzwanzigstes Kapitel.

Abweichungen und weitere Hilfshypothesen.

Bei der Raschheit und Leichtigkeit, mit der es gelang, in beiden Reichen die Gültigkeit der neuentdeckten Regeln für die allerverschiedensten Merkmale nachzuweisen, lag natürlich der Gedanke nahe, daß man es hier mit einer Gesetzmäßigkeit universeller Art zu tun habe, und diese Meinung wurde noch dadurch befestigt, daß mit Hilfe der Faktorenhypothese in ihrer speziellen Form als An- und Abwesenheitshypothese auch zahlreiche Erscheinungen, welche nicht ohne weiteres das einfache mono- und dihybride Spaltungsschema erkennen ließen, ohne Schwierigkeit verständlich gemacht werden konnten.

Freilich konnte gegen die An- und Abwesenheitshypothese vor allem ein Einwand erhoben werden. Nach der Hypothese müßten rezessive Merkmale, weil sie durch das Fehlen eines positiven Faktors bedingt sein sollten, im wesentlichen den Charakter von ontogenetischen Defektbildungen und im allgemeinen auch von phylogenetischen Vorstufen des vollausgebildeten Zustandes haben[1]), und umgekehrt müßte bei ausgesprochenen Defekten stets ein rezessives Verhalten zu erwarten sein. In vielen Fällen kann davon nicht die Rede sein, wie z. B. nach Correns die als rezessives Merkmal sich vererbende Sordago-Krankheit von Mirabilis nicht als Defektbildung oder phylogenetische Vorstufe, sondern wohl nur als progressive Mutation angesehen werden kann[2]). Andererseits haben sich beim Kulturhafer die schwache Begrannung und Behaarung der Ährchen und einige andere offenbare Defektmerkmale als mehr oder weniger deutlich dominant gegenüber den Charakteren des Wildhafers erwiesen. Man wird diesen Widersprüchen in vielen Fällen durch besondere Annahmen bezüglich der Wirksamkeit der einzuführenden Faktoren begegnen können, so wenn z. B. im letztgenannten Falle Nilsson-Ehle[3]) die Beschaffenheit des Kulturhafers auf die Anwesenheit eines Hemmungsfaktors zurückführt. Aber erst

[1]) Vgl. Correns 1915, S. 612; 1919, S. 601.
[2]) Correns 1915, S. 615.
[3]) 1911, S. 24.

auf Grund eingehender entwickelungsgeschichtlicher (phänogenetischer) Untersuchung der Rassenmerkmale (Kap. 28) wird man die Berechtigung der Einwände oder der Entgegnungen prüfen und ermitteln können, in welchem Maße die An- und Abwesenheitshypothese die tatsächlichen physiologischen Verhältnisse zum Ausdruck bringen kann.

Abgesehen von diesen allgemein theoretischen Schwierigkeiten, welche sich der hauptsächlichen Erklärungshypothese entgegenstellen, sind, wenn die Regeln einen universellen Charakter haben sollen, eine ganze Reihe von besonderen Erscheinungen zu erklären, welche sich zunächst als Ausnahmen darstellen.

Nicht eigentlich gehören hierher die Fälle eines (ontogenetischen) **Dominanzwechsels,** d. h. die Erscheinung, daß die Bastarde im Laufe der Entwickelung zunächst der einen, später der anderen Elternform ähnlich sind. So sind nach Standfuß bei der Kreuzung von Saturnia pavonia ♂ × pyri ♀ die Raupen im ersten Kleide pyri-ähnlich und werden später den Raupen von pavonia ähnlicher, und auf ganz analoge Erscheinungen ist Goldschmidt[1]) bei der Kreuzung verschiedener Rassen des Schwammspinners gestoßen. Vorkommnisse dieser Art konnten nur so lange besonders auffällig erscheinen, als man noch von einer „Dominanzregel" sprach[2]), d. h. den Erbsentypus als den normalen Mendelschen Modus ansah. Indessen stellte sich bald heraus, daß die Frage, ob eine vollständige Dominanz stattfindet und welches äußere Merkmal dominiert, nichts mit dem eigentlichen Kernpunkt der Mendelschen Vererbungsweise, nämlich mit der selbständigen Übertragung und Spaltung der den äußeren Eigenschaften zugrunde liegenden Erbeinheiten zu tun hat, und daß also auch dem Dominanzwechsel keine besondere Bedeutung zukommt.

Die eigentlichen Ausnahmen, die einer besonderen Erklärung bedürftig sind, beziehen sich erstens auf die von der Uniformitätsregel geforderte Gleichheit der F_1-Bastarde und die ihr entsprechende Homogenität der einzelnen Klassen von F_2, und zweitens auf die in F_2 auftretenden Zahlenverhältnisse.

Bei Merkmalen, welche auch in rein gezüchteten Rassen eine fluktuierende Variabilität (S. 11), nach der zunächst liegenden Annahme also eine durch wechselnde äußere Verhältnisse, z. B. Ernährung, bedingte Modifikabilität (d. h. ein Auftreten von Modifikationen, S. 135, 165) aufweisen, zeigt auch **die F_1-Generation keine Uniformität,** sondern ein schwankendes Verhalten der Geschwister-Individuen. Dies gilt sowohl für quantitativ variable Merkmale, wie z. B. die Ohrlänge der Kaninchen, die aus der Kreuzung von Langohr- und Kurzohrkaninchen hervorgehen[3]), und die Größe von Pflanzenteilen, z. B. Blumenblättern[4]), als auch für Zeichnungsverhält-

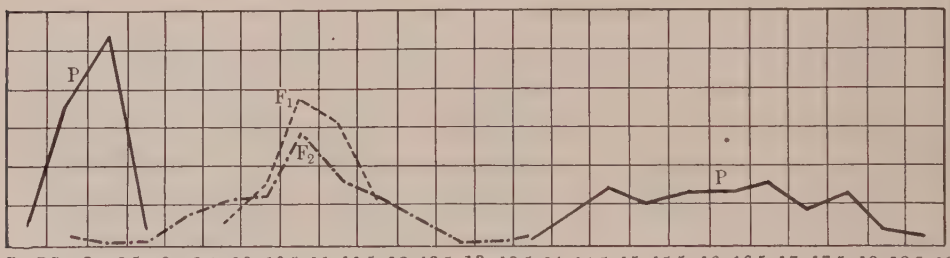
[1]) 1920a (s. Kap. 25, S. 260), S. 53, 68.
[2]) Siehe noch die 2. Aufl. von Goldschmidts Lehrbuch (S. 160).
[3]) Castle 1909.
[4]) Tammes 1919.

nisse, z. B. für den bei der Kreuzung von Schwarzloh- und Himalayakaninchen auftretenden Zeichnungstypus [1]).

Die Fig. 105 gibt für eine Kreuzung zwischen dem ägyptischen Lein, einer großblütigen Varietät des Schließleins (Linum usitatissimum) (♀), und dem in Südeuropa wildwachsenden kleinblütigen L. angustifolium (♂) in graphischer Form die Variabilität der Länge des Blumenblattes für die elterlichen Formen und für F_1 und F_2 wieder. Der Mittelwert beträgt beim ägyptischen Lein 16,20, bei L. angustifolium 8,08 mm, die Variabilität ist also nicht transgressiv, d. h. die Variationsbreiten der beiden Formen greifen nicht ineinander über (die größten Plusvarianten der kleinen Form mit 8,80 mm sind noch wesentlich kleiner als die kleinsten Minusvarianten der großen Form mit 13,80). Die F_1-Generation zeigt eine Variabilität um den Wert 10,98, die ebenfalls nicht mit den Eltern transgrediert, dagegen trifft dies für die erheblich größere Variabilität der F_2-Generation (Mittel bei 10,00) wenigstens bezüglich der kleineren Elternrasse zu.

Auch wenn die Stammrassen einigermaßen konstant sind, können gewisse Eigenschaften, besonders Zeichnungsmerkmale, schon in F_1

Fig. 105.



Variabilität der elterlichen Rassen (P) und der Bastarde bei der Kreuzung Ägyptischer Lein (♀) × Linum angustifolium (♂). Nach T. Tammes.

variabel sein. So entstehen z. B. bei Kreuzung weißer und schwarzer Pfauentauben zuweilen F_1-Bastarde mit sehr verschieden abgestufter Scheckung [2]).

Was die erstgenannten Fälle anbelangt, so läßt sich die Variabilität in F_1 ohne weiteres aus der Variabilität der Elternformen erklären, auch dann, wenn sie größer als diese ist. Denn es ist leicht zu verstehen, daß die entwickelungsgeschichtlichen Prozesse und besonders die regulatorischen Faktoren, welche bei der Ausbildung einer quantitativen Eigenschaft beteiligt sind, bei Interferenz zweier verschiedener Tendenzen noch weniger gleichmäßig wirken werden, als in reingezüchteten Rassen. Um die meist vermehrte Variabilität in F_2 zu erklären, pflegt man gewöhnlich die Polymeriehypothese (s. S. 245) heranzuziehen, und in der Tat ist leicht zu zeigen, daß, wenn z. B. die beiden Leinformen hinsichtlich der Blattgröße durch drei gleichsinnig und gleich intensiv wirkende (homo-poly-

[1]) Haecker u. Kuttner 1915.
[2]) Doncaster, Journ. Gen., Vol. 2, 1912, S. 95.

mere) Faktoren L_1, L_2, L_3 unterschieden sind[1]), den 64 F_2-Zygoten $L_1L_1 . L_2L_2 . L_3L_3$, $L_1l_1 . L_2L_2 . L_3L_3$ ... infolge der verschiedenen Zahl der wirksamen Faktoren und auf Grund der Modifikabilität eine kontinuierlich erscheinende Reihe von Blattgrößen entsprechen wird, die bei graphischer Darstellung das Bild einer flachen, mit den Elternkurven transgredierenden Kurve liefert.

Überschreitet die Variabilität der F_2-Generation beiderseits die äußersten Grenzen der Elternrassen[2]), würde also etwa in unserem Beispiel (Fig. 105) die F_2-Kurve links über 7, rechts über 19 hinausragen, so kann angenommen werden, daß die allerdings gleichsinnigen, aber in bezug auf ihre quantitative oder qualitative Wirkung ungleichwertigen (heteropolymeren) Faktoren ungleich auf die Elternrassen verteilt sind, so daß diese im einfachsten Falle z. B. die Formeln $L_1L_1 . l_2l_2$ und $l_1l_1 . L_2L_2$ haben. Dann werden in F_2 Individuen von der Zusammensetzung $L_1L_1 . L_2L_2$ und $l_1l_1 . l_2l_2$ erscheinen, die also den Grad der Elternformen beiderseits überschreiten.

Die Annahme von heteropolymeren Faktoren mit quantitativ verschiedener Wirkung haben Punnett und Bailey (Journ. Gen., Vol. 4, 1914) gemacht, indem sie für die Vererbung des Gewichts der Hühner zwei Gruppen von Faktoren postulierten, von denen die einen eine doppelt so große Gewichtszunahme bedingen, als die anderen. Ebenso denkt sich Emerson (Bull. Agr. Exp. Stat. Nebraska, 7, 1916), daß beim Höhenwachstum der Bohnenpflanzen drei Faktoren wirksam sind, von denen A ein Wachstum von 10 Internodien, B und C ein solches von zwei und einem Internodium bedingen.

Abgesehen von manchen Schwierigkeiten, die sich in einzelnen Fällen ergeben[3]), muß gegen eine allzu weite Ausdehnung der Polymeriehypothese vor allem das Bedenken erhoben werden, daß dafür im allgemeinen die physiologischen und entwickelungsgeschichtlichen Grundlagen noch vollkommen fehlen, wie solche bezüglich der verwandten Frage nach der Wirkung „multipler Allelomorphe", d. h. verschiedener Zustände eines und desselben Faktors, z. B. eines Farbenfaktors, mehr und mehr gewonnen werden (Kap. 28), und ferner, daß sich die meisten Ergebnisse auch auf einfacherem Wege, z. B. mittels der Annahme unreiner Spaltungen, dem Verständnis näher bringen lassen.

Sehr häufig werden auch **unregelmäßige Zahlenverhältnisse,** also Abweichungen von der Spaltungsregel, beobachtet. Für ihre Erklärung liegt eine ganze Reihe von Möglichkeiten vor, unter denen je nach dem Zeitpunkt, in welchem der störende Faktor eingreift, drei Hauptfälle unterschieden werden können:

I. Die Störung erfolgt schon bei der Bildung der Gameten (Gametogenesis). 1. Nach der Annahme einer **unreinen Gametenspaltung** können sich die im F_1-Bastard vereinigten Anlagen gegen-

[1]) Vgl. Tammes, S. 258.

[2]) Dies wird als ein besonders starker Hinweis auf die Anwendbarkeit und Unentbehrlichkeit der Polymeriehypothese betrachtet. Vgl. East 1912, S. 638, und Mac Dowell 1914, S. 179.

[3]) Haecker u. Kuttner 1915, S. 63.

seitig beeinflussen (infizieren, umstimmen), ehe sie bei der Bildung der reifen Fortpflanzungszellen wieder auseinandergehen. Die verschiedenen zytologischen Möglichkeiten, die hierbei in Betracht kommen, werden später (Kap. 34) besprochen werden, hier sei angesichts der ablehnenden Stellung mancher botanischer Autoren darauf hingewiesen, daß für den Zoologen die Annahme einer unreinen Spaltung durchaus nichts Unwahrscheinliches in sich birgt. Die gegenseitigen Umstimmungen der Zellen bei Regenerationsprozessen, die feinen Reaktionen z. B. der Drüsenzellen bei Stoffwechselschwankungen, nervösen und innersekretorischen Einflüssen, dann aber auch die durch Vermittlung des Stoffwechsels erfolgende erbliche Beeinflussung der Keimzellen durch äußere Einflüsse (Kap. 16 und 17) legen den Gedanken außerordentlich nahe, daß zwei nebeneinander in der Keimzelle eingeschlossene Gonomeren sich direkt enzymatisch oder indirekt durch Vermittlung des Stoffwechsels beeinflussen können[1]).

Wenn nun z. B. die rezessiven Gameten nicht vollkommen rein aus dem Spaltungsprozeß hervorgegangen sind, so können die Zahlenverhältnisse in F_2 insofern gestört erscheinen, als z. B. die 25 Proz. Individuen, die das rezessive Merkmal erwartungsgemäß in reiner Form enthalten sollten, zum Teil auch Anklänge an die dominante Form aufweisen. So ist es wohl zu erklären, wenn bei der Kreuzung schwarzer und weißer Axolotl (Amblystoma) in F_2 oder bei Rückkreuzung der schwarzen Heterozygoten mit weißen Tieren trotz der im übrigen strengen Gültigkeit der Mendelschen Zahlen (S. 212) die homozygot-rezessiven Individuen zum Teil eine „metameroide" Scheckung zeigen[2]); oder wenn bei den Standfußschen Aglia tau-Kreuzungen „infizierte" Individuen erscheinen (S. 226); oder schließlich, wenn bei Kreuzung schwarzer Barbtauben mit weißen Pfauentauben in F_1 nur schwarze Tiere mit einigen weißen Federn fallen, in F_2 und F_3 aber eine stufenweise Steigerung der Scheckfärbung auftritt und wenn die weißen F_2-Enkel teilweise schwarzfleckig sind[3]).

Auf die mit der Annahme unreiner Spaltungen sich eng berührende Morgansche Hypothese vom Faktorenaustausch wird später (Kap. 34) eingegangen werden.

2. Gewisse abweichende Zahlenverhältnisse können auch durch die Annahme einer **Faktorenkoppelung** und **-repulsion** erklärt werden (Bateson und Punnett). Im Falle der Koppelung hat man sich zu denken, daß z. B. bei dihybriden Kreuzungen in der F_1-Generation $Aa.Bb$ nicht alle vier Gametensorten in gleicher Zahl gebildet werden, sondern daß bei den Spaltungsvorgängen bestimmte Faktoren, z. B. A und B und ebenso a und b eine besondere Anziehung aufeinander

[1]) Vgl. Haecker, Phän., 1918, S. 295, und Pflüg. Arch., Bd. 181, 1920, S. 154.
[2]) Haecker 1908, s. Kap. 22/23, S. 233.
[3]) Staples-Browne 1908, vgl. auch 1912, S. 147, u. Doncaster 1912 (siehe Lit.-Verz. 22/23, S. 233).

ausüben, so daß die Gameten AB und ab häufiger als Ab und aB entstehen. Die Koppelung kann eine vollständige sein, so daß nur die ersteren beiden auftreten, oder eine partielle, in welchem Falle die Gameten AB, Ab, aB und ab etwa im Verhältnis 15:1:1:15 oder 7:1:1:7 gebildet werden. Unter Zugrundelegung dieser Gametenzahlen erhält man für die in F_2 auftretenden Merkmalskombinationen Zahlen, mit welchen die tatsächlich gewonnenen vielfach sehr genau übereinstimmen.

So wurde z. B. bei Kreuzung einer purpurblühenden spanischen Wicke, welche lange Pollenkörner besitzt, und einer rotblühenden Rasse mit runden Pollenkörnern in F_2 die Proportion gefunden: 495 purpurn-lang, 22 purpurn-rund, 23 rot-lang und 137 rot-rund. Nun sind die Rassen anscheinend durch zwei Faktorenpaare unterschieden: durch den Blaufaktor B, welcher Rot in Purpurn umwandelt, und sein Gegenstück b (rot), und durch den Faktor L, welcher eine lange Form der Pollenkörner bedingt, und sein Gegenstück l (rund). Der Bastard hat also die Formel $Bb.Ll$. Nimmt man an, daß in beiden Geschlechtern die Gameten BL, Bl, bL und bl im Verhältnis 15:1:1:15 gebildet werden, so sind in F_2 die Zahlen 737:31:31:225 zu erwarten, mit welchen sehr gut die oben erwähnten beobachteten Zahlen übereinstimmen.

Um das Verhältnis 737:31:31:225 zu ermitteln, rechnet man nach dem Schema

		BL	Bl	bL	bl
	♂	15	1	1	15
×	♀	15	1	1	15

zunächst alle Kombinationen aus, welche mindestens einmal sowohl B als L enthalten, das sind: $3 \times 225 + 4 \times 15 + 2 \times 1 = 737$ usw.

Auch bei der früher (S. 211, 243) erwähnten Kreuzung zwischen zwei weißblühenden Wicken ergaben sich für die Pollentypen unerwartete Verhältnisse: in F_2 hat nämlich die purpurblühende Klasse zu viel Pflanzen mit länglichen, die rotblühende zu viel mit runden Pollenkörnern. Man kann die Abweichungen befriedigend erklären, wenn man für die Gameten BL, Bl, bL und bl statt 1:1:1:1 das Zahlenverhältnis 7:1:1:7 annimmt.

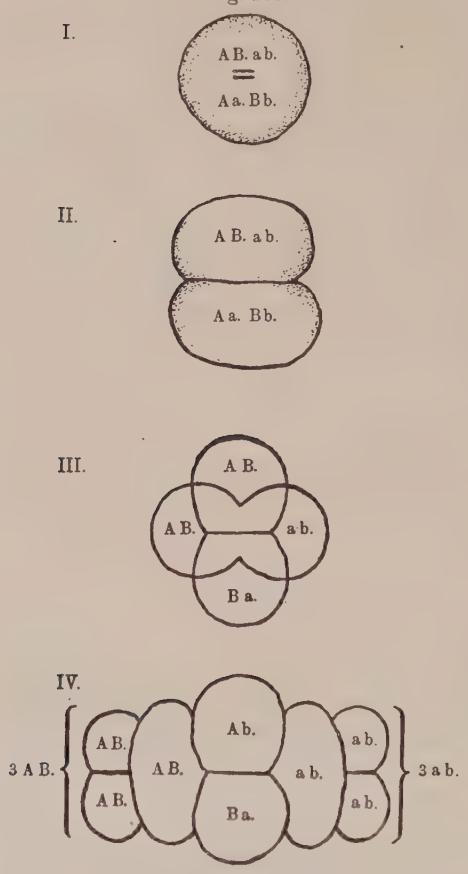
In ähnlicher Weise fand Gregory bei Primula sinensis eine Koppelung zwischen einem Faktor für Kurzgrifflig und Magentafarbe nach dem Schema 7:1:1:7, und Baur stieß bei Farbenrassen von Antirrhinum auf das Verhältnis 4:1:1:4. Auch Verhältnisse, welche sehr nahe an das bei totaler Koppelung zu erwartende (1:0:0:1) herankommen, wurden ermittelt, so bei einer Erbsenkreuzung, wo ein Faktor für Rankenbildung und einer für runde Samen nach dem Schema 63:1:1:63 gekoppelt erscheinen[1]).

Das Gegenstück zur Faktorenkoppelung bildet die Faktorenabstoßung oder Repulsion. Zur Erklärung mancher abweichender Zahlenverhältnisse kann nämlich angenommen werden, daß sich bei dihybriden Kreuzungen die beiden dominanten Faktoren A und B partiell oder vollständig abstoßen, derart, daß vorzugsweise oder

[1]) Ph. de Vilmorin u. Bateson, Proc. Roy. Soc., B, Vol. 84, 1911.

ausschließlich die Gameten Ab und aB gebildet werden. So lassen sich manche in F_2 auftretende Zahlenverhältnisse durch die Annahme erklären, daß die Gameten AB, Ab, aB und ab in den Verhältnissen 1:3:3:1, 1:7:7:1 usw. gebildet werden. Auch solche Fälle sind bei den Lathyrus-Kreuzungen von Bateson und Punnett wahrscheinlich gemacht worden, und ebenso wurde z. B. bei der Kreuzung von Fleckvieh mit Lakenvelder Gürtelvieh eine Abstoßung des Einfarbigkeits- und Lakenvelder Faktors nach dem Schema 1:7:7:1 angenommen [1]). Sonst wird auf zoologischem Gebiete namentlich bei der Erklärung der Erblichkeitsverhältnisse geschlechtsbedingter Merkmale mit einer Faktorenrepulsion gerechnet, wie bereits im vorigen Kapitel gezeigt wurde.

Fig. 106.



Schema der Reduplikation. Nach Bateson und Punnett.

I und II. Keimzelle eines Bastards in Teilung. III. Folgende Teilung mit Anlagenspaltung (noch vor der Reifungsperiode). IV. Eigentliche Reduplikation.

3. Nach Bateson und Punnett können derartige Proportionen, wie 3:1:1:3 u. a., auch darauf zurückgeführt werden, daß die vier Sorten Gameten bereits in einer der eigentlichen Gametogenesis (den Reifungsteilungen) vorangehenden Entwickelungsphase durch zwei Teilungsakte gebildet werden (Fig. 106, I bis III) und daß zwei von den vier Sorten bei einem späteren Teilungsakt durch **„Reduplikation"** eine nachträgliche Vermehrung erfahren (IV). Vorläufig kann diese Hypothese nicht durch zytologische Beobachtungen gestützt werden, wenn auch allerdings mit der Möglichkeit zu rechnen ist, daß die Spaltungsvorgänge auch schon vor der Reifungsperiode stattfinden (Kap. 36).

II. Die Störung erfolgt bei der Zygotenbildung. 4. Nach einer schon 1902 von Correns gemachten Annahme kommen manche

[1]) K. Kuiper jr., Genetica, Bd. 2, 1920.

Zygoten wegen mangelnder Affinität oder gegenseitiger Repulsion bestimmter Gametensorten weniger leicht zustande. Es findet, wie vielfach gesagt wird, eine selektive Befruchtung[1]) statt. Correns selbst kam bei bestimmten Maiskreuzungen zu dem Schluß, daß Gameten, welche den (den Zuckerrassen fehlenden) Faktor für Stärkebildung enthalten, sich vielleicht überhaupt nicht miteinander verbinden, und daß bei anderen Kreuzungen die Sexualzellen, welche die Fähigkeit zur Bildung einer blauen Kleberschicht im Maiskorn übertragen, ebenfalls nur eine geringe Affinität zueinander zu besitzen scheinen. Ebenso fand Heribert-Nilsson[2]), daß bei der Fortpflanzung der stets heterozygotischen „rotnervigen" Form der Oenothera Lamarckiana niemals die Zygoten *RR* (homozygot-rotnervig), sondern nur die Kombinationen *Rr* (heterozygot-rotnervig) und *rr* (homozygot-weißnervig) entstehen, offenbar, weil zwischen den *R*-Gameten eine **Prohibition** stattfindet.

5. Bei pflanzlichen Kreuzungen können die Zahlen auch dadurch beeinflußt werden, daß die Pollenschläuche zweier Rassen verschieden rasch von der Narbe zu den Eizellen vordringen (eine verschiedene „Zuwachsgeschwindigkeit" haben). Wird z. B. die weißnervige Oenothera Lamarckiana (*rr*) mit dem Pollen der vorhin erwähnten rotnervigen Form (*Rr*) bestäubt, so gelangen die *R*-Schläuche auf Grund einer Art Konkurrenz oder **Certation** (Heribert-Nilsson) im Durchschnitt rascher zum Ziel als die *r*-Schläuche und es entsteht also eine zu große Zahl rotnerviger Nachkommen. Bei der reziproken Kreuzung $Rr \times rr$ dagegen, bei welcher nur einerlei (*r*-)Schläuche wirksam sind, kommt das erwartete Zahlenverhältnis 1 : 1 zum Vorschein[3]).

III. Die Störung erfolgt nach der Zygotenbildung. 6. In manchen Fällen kommen alle verschiedenen Zygotenklassen zustande, aber einige von ihnen haben eine sehr geringe Lebenskraft und sterben schon in den allerfrühesten Entwickelungsstadien ab. Es findet eine **Eliminierung** (Heribert-Nilsson) bestimmter Klassen und damit eine Maskierung der typischen Zahlenverhältnisse statt, eine Möglichkeit, die schon Correns in einem der vorhin erwähnten Fälle ins Auge gefaßt hat. Auch bestimmtere Beobachtungen liegen vor. So sind nach Baur bei Selbstbestäubung einer stets heterozygotischen, chlorophyllschwachen aurea-Rasse von Antirrhinum die homozygot-gelben Samen nicht lebenskräftig, die Keimpflanzen sterben nach einigen Tagen ab und so ergibt sich bei einer zu späten Zählung das Zahlenverhältnis gelb : grün = 2 : 1 statt 3 : 1[4]). Ein vollkommen paralleler Fall scheint bei den ebenfalls stets heterozygoten gelben

[1]) E. B. Wilson, Sci., N. S., Vol. 23, 1906.

[2]) 1915; 1920, S. 47.

[3]) Heribert-Nilsson 1920. Vgl. auch Correns' Versuche mit Melandrium (1917, S. 685, und 1918, S. 1175). Über die möglichen chemischen Ursachen der Certation s. East, Stud. on self-sterility. II, Genetics 3, 1918, und IV, Genetics 4, 1919.

[4]) Baur 1907, sowie Zeitschr. ind. Abst., Bd. 1, 1908, S. 124.

Mäusen vorzuliegen. Wenn nämlich bei ihrer Paarung statt des erwarteten Verhältnisses 3 gelb : 1 nicht-gelb die Proportion 2 : 1 erscheint, so ist dies vielleicht so zu erklären, daß die gelb-gelben Homozygoten aus irgend einer Ursache frühzeitig absterben[1]).

Die hierher gehörigen Ergebnisse Renners bei Oenothera, insbesondere die Erklärung der de Vriesschen Zwillingsbastarde, werden im folgenden Kapitel besprochen werden.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 26.

Bateson, W., u. Punnett, R. C., On gametic series involving reduplication of certain terms. Journ. Gen., Vol. 1, 1911.
Baur, E., Unters. ü. d. Erblichkeitsverh. usw. von Antirrhinum. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 25, 1907.
Castle, Walter, Mullenix u. Cobb 1909, s. Kap. 24, S. 246.
Correns, C., Scheinbare Ausn. v. d. Mendelschen Spaltungsregel. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 20, 1902.
— 1915 (Sordago), s. Kap. 22/23, S. 233.
—, Exp. Verschiebung des Geschlechtsverh. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss., 1917 u. 1918.
—, Vererbungsverh. mit buntblättr. Sippen. I. (Capsella). Ebenda 1919.
East 1912, s. Kap. 24, S. 246.
Gregory, R. P., Exper. with Primula sinensis. Journ. Gen., Vol. 1, 1911.
Haecker, V., u. Kuttner, O., Über Kaninchenkreuzungen. II. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 14, 1915.
Haecker, V., Üb. weit. Zusammenhänge auf d. Gebiete der Mendelforsch. Pflüg. Arch., Bd. 181, 1920.
Heribert-Nilsson, N., Die Spaltungsersch. der Oenoth. Lam. Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, Vol. 12, 1915,
—, Zuwachsgeschw. der Pollenschläuche. Heredites, Bd. 1, 1920.
Lang 1911, 1914, s. Kap. 22/23, S. 233.
Mac Dowell 1914, s. Kap. 24, S. 246.
Nilsson-Ehle 1911 (Hemmungsfaktor), s. Kap. 24, S. 246.
Tammes, Tine 1911, s. Kap. 22/23, S. 233.

[1]) Vgl. Cuénot 1905 (s. Kap. 22/23, S. 233); Castle u. Little, Sci., N. S., Vol. 32, 1910; Miss Durham, Journ. Gen., Vol. 1, 1911; sowie die Diskussion bei Lang 1914, S. 554.

Siebenundzwanzigstes Kapitel.

Theoretische Tragweite der Mendelschen Lehre.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß durch die Entdeckungen Mendels und seiner Nachfolger fast alle Probleme der Vererbungs-, Variations- und Artbildungslehre mehr oder weniger stark berührt werden, und daß neben den Anregungen, die seit Anfang des Jahrhunderts von den gleich zu besprechenden Arbeiten von de Vries und Johannsen ausgegangen sind, die gesamte Theorie der Evolution hauptsächlich von der Mendelforschung neue Impulse empfangen hat.

Wir gehen aus von dem Hauptergebnis der Mendelforschung. Es ist dies die Feststellung von selbständig erblichen (spaltbaren), diskontinuierlich unterschiedenen Erbeinheiten, sowie die Erkenntnis, daß die experimentell festgestellten Regeln der Spaltung und Unabhängigkeit zunächst nur für diese als unsichtbare Anlagen, Faktoren oder Gene zu betrachtenden Erbeinheiten Gültigkeit haben. Die äußerlich sichtbaren Eigenschaften aber können in sehr verschiedenen Beziehungen zu den unsichtbaren Erbeinheiten stehen:

1. In manchen Fällen liegt der einzelnen äußeren Eigenschaft eine einzige Erbeinheit zugrunde, und die Verbindungen, welche die letztere von Generation zu Generation mit anderen Erbeinheiten eingeht oder löst, wird durch den Vererbungsgang der äußeren Eigenschaft direkt widergespiegelt (Beispiel: Angorismus, S. 226).

2. Dasselbe Merkmal in verschiedenen Intensitätsstufen kann durch das Zusammentreten einer wechselnden Zahl von Erbeinheiten derselben Art bedingt sein. Diese können gleichsinnig und gleich intensiv wirken (homo-polymere Faktoren; Beispiel: schwarze Kornfarbe des Hafers, S. 244) oder in bezug auf ihre quantitative und qualitative Wirkung gleichsinnig, aber ungleichwertig sein (hetero-polymere Faktoren; Beispiel: Höhe der Bohnenpflanzen, S. 265).

3. Es müssen mehrere Erbeinheiten verschiedener Art zusammentreffen, um ein äußeres Merkmal zur Entfaltung zu bringen, und ihre Spaltung bei der Gametenbildung wird bei einem Teil der

Individuen der folgenden Generation das Wiederverschwinden des betreffenden „zusammengesetzten Charakters“ herbeiführen (Beispiel: Wildfarbe, S. 242).

4. Je nach den Lebensbedingungen kann eine und dieselbe Erbeinheit in verschiedenen Varianten oder Erscheinungsformen einer Eigenschaft zum Ausdruck kommen, so wenn z. B. bei Primula sinensis als mendelnde Erbeinheit eine bestimmte Reaktionsfähigkeit nachgewiesen werden kann, kraft deren sie bei niedriger Temperatur rote, bei höherer Temperatur weiße Blüten bildet [1]).

Beobachtungen der letzteren Art legen in vielen Fällen die Auffassung nahe, daß überhaupt nicht ein bestimmtes Außenmerkmal (z. B. eine bestimmte Farbe) vererbt wird, sondern nur eine bestimmte Reaktionsnorm (Woltereck) oder spezifische Reaktion (Baur), kraft deren sich der Organismus gegenüber bestimmten Außenbedingungen in bestimmter Weise verhält [2]). In dem Fall von Primula denkt man bei der Anwendung des Wortes „Reaktionsnorm“ zunächst an eine einzelne Erbeinheit, in anderen Fällen wird darunter die Gesamtheit der im Keim enthaltenen Potentialitäten (der gesamte Genotypus Johannsens, s. unten) verstanden.

5. Eine und dieselbe Erbeinheit kann mehrere Eigenschaften entweder für sich allein hervorrufen oder zusammen mit anderen Erbeinheiten beeinflussen oder die Entwickelung einer von anderen Erbeinheiten bewirkten Eigenschaft hemmen. Die Eigenschaften sind in solchen Fällen korrelativ gebunden. So bewirkt beim Lein ein Faktor (*B*) für sich allein die blaue Farbe der Staubbeutel und die braune der Samen und außerdem zusammen mit einem anderen Faktor (*C*) das Auftreten blauer Blütenfarbe. Derselbe Faktor (*B*) hemmt die durch den zweiten Faktor (*C*) verursachte Kräuselung der Kronblätter und die ebenfalls durch ihn bedingte Verminderung der Lebensfähigkeit [3]). Ebenso wirkt beim Hafer der Gelbfaktor hemmend auf die Begrannung [4]).

Eine Kombination der unter 4. und 5. erwähnten Wirkungsweisen scheint auf menschlich-pathologischem Gebiet vielfach vorzukommen. Eine erbliche Disposition — sei es eine ganz allgemeine Labilität des Keimplasmagefüges, sei es die Grundlage eines besonderen (asthenischen, arthritischen usw.) Habitus — kann sich in Änderungen sehr verschiedener Organe und Eigenschaften äußern. Welche dieser Änderungen — welches spezielle Krankheitsbild oder welche morphologische oder physiologische Anomalie — bei den einzelnen Familienmitgliedern zum Vorschein kommt, hängt von den individuellen, konditionellen und konstitutionellen Verhältnissen ab [5]).

Nach diesen Vorbemerkungen gehen wir zu den einzelnen Gebieten über, zu denen die Mendelforschung in Beziehung steht.

---

[1]) Vgl. Baur 1908, S. 285; Einf., 2. Aufl., S. 8.

[2]) Vgl. Woltereck 1909, 1911, 1919, S. 10; Baur, Einf., 1. Aufl., 1911, S. 5; Johannsen 1912 u. a.

[3]) T. Tammes 1915, S. 245, 254.

[4]) Nilsson-Ehle 1914.

[5]) Haecker, Mediz. Klinik, Jahrg. 1918, Nr. 40.

a) Beziehungen zu der Determinantenlehre.

Was das Verhältnis der Mendelschen Lehre zu den morphobiologischen Vererbungs- und Artbildungstheorien anbelangt, so ist ohne weiteres ersichtlich, daß die Feststellung zahlreicher selbständig sich vererbender Merkmale der Determinantenlehre oder Korpuskularhypothese Weismanns in gewissem Sinne entgegenkommt [1]). Die Determinanten Weismanns würden in der Tat eine Art von morphologischem Gegenstück zu den als Einheiten von mehr physiologischem Charakter gedachten „Faktoren" bilden, wofern jene wirklich als materielle Teilchen im Sinne Weismanns aufgefaßt werden.

Diese Vorstellungen sind von verschiedenen Seiten in Anlehnung an Ehrlichs Seitenkettentheorie weitergebildet worden, indem entweder den Einheiten der Vererbungssubstanz (den Iden, Chromatineinheiten usw.) ein „Gerüstkern" zugesprochen wurde, welchem die Determinanten nach Art von „Seitenketten" angeschlossen sind (Rhumbler), oder indem die Determinanten (Gene) selbst mit Ehrlichschen Gerüstkernen verglichen werden, von welchen sich zu bestimmten Zeiten Ergophoren oder Enzyme ablösen (Woltereck) [2]). Hier liegt also das Bestreben vor, mit den Ergebnissen der Chemie in engere Verbindung zu gelangen, während andererseits Morgan und seine Schüler mit ihrem später zu besprechenden Versuche, die einzelnen Faktoren in bestimmten Chromosomen und Chromosomenabschnitten zu lokalisieren, dem Grundgedanken der Determinantenlehre eine neue morphologische Stütze geschaffen haben.

Die Meinung, daß auf diesen Wegen die Aussicht auf weitere Fortschritte gegeben ist, ist jedenfalls weit verbreitet und wird sogar von Forschern geteilt, die auf dem Boden des reinen Experimentes zu stehen und allen Spekulationen fern zu sein glauben. Es ist daher ungerecht, wenn Johannsen, der selber an die Möglichkeit einer Parallelisierung der Genotypen und Gene mit den Gerüstkernen und Seitenketten denkt [3]), die Determinantenlehre, die doch sicherlich einen der Ausgangspunkte für diesen ganzen Kreis von Vorstellungen gebildet hat, als eine rein spekulative morphologische Ansicht „without any suggestive value" beurteilt. Auch die Genotypenlehre Johannsens, d. h. die Lehre, daß die persönlichen Qualitäten eines Individuums nicht die direkte Folge der persönlichen Qualitäten der Vorfahren sind, sondern die Reaktion der in den Zygoten sich vereinigenden „Geschlechtsstoffe" darstellen (s. unten), schließt sich ja aufs engste

---

[1]) Vgl. Lang 1914, S. 368.

[2]) Vgl. Rhumbler, Proc. Int. Zool. Congr. Cambr. (Mass.) 1909, Woltereck 1911, sowie A. L. Hagedoorn, Roux' Vortr. u. Aufs. Entw.-Mech., Heft 12, 1911. Auch Castle u. Mitarb. 1909 und Lang 1910 denken sich, zunächst rein bildlich, die in den Keimzellen enthaltenen Faktoren in ähnlicher Weise kettenartig verbunden, wie die Atome im Molekül einer aromatischen Verbindung.

[3]) 1911, S. 143.

an den Grundgedanken der Keimplasmatheorie an und kann die Vorstellung nicht umgehen, daß die materielle Grundlage derartiger Reaktionen nur in bestimmten Stoffgruppierungen gelegen sein kann [1]).

b) Beziehung zur Mutationstheorie.

Sowohl in der Hervorhebung der Elementareigenschaften als der eigentlichen Angriffsobjekte der Vererbungsforschung, als auch in der starken Betonung der Bedeutung, welche die diskontinuierlichen Merkmale für die Rassenlehre haben, zeigt sich eine außerordentlich nahe Berührung der Mendelforschung mit der Mutationstheorie von H. de Vries. Hat doch H. de Vries schon in seiner „Intracellularen Pangenesis" und ebenso in der „Mutationstheorie" den Gedanken vertreten, daß die Eigenschaften der Organismen aus scharf voneinander unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind, und aus den Ergebnissen der Bastardforschung hatte er weiterhin den Schluß gezogen, daß nicht die äußerlichen, der Wahrnehmung bequem zugänglichen Merkmale für den Ausfall der Kreuzungsprodukte entscheidend sind, sondern die innerlichen, weit schwieriger zu erforschenden Elementareigenschaften, deren Äußerungen die Merkmale sind [2]).

Ebenso wie nach den Ergebnissen der Mendelforschung, so hat man sich also auch nach den Anschauungen von de Vries zu denken, daß das Artbild aus einer Summe von erblichen Elementareigenschaften zusammengesetzt ist, welche in der Regel einer ganzen Anzahl von Spezies gemeinsam und bei den einzelnen Arten in der verschiedensten Weise kombiniert sind. Diese Elementareigenschaften kommen für uns in Gestalt der äußeren Merkmale zum Vorschein.

Ebenso wie ferner durch Mendel die ausgesprochen diskontinuierlichen Merkmale und ihre Bedeutung für die Rassenbildung in den Vordergrund der Betrachtung gerückt worden sind, so nimmt auch de Vries, wie schon vor ihm Bateson (1894) an, daß die Bildung neuer Varietäten und Arten auf sprung- oder stoßweise vor sich gehenden Prozessen, durch welche in der Regel größere diskontinuierliche Abänderungen, sogenannte **Mutationen**, geschaffen werden, beruhen. Sie sei also nicht, wie sich Darwin und Weismann vorgestellt haben, im wesentlichen auf die kontinuierliche oder fluktuierende (individuelle, oszillierende) Variabilität, auf eine allmähliche Steigerung kleiner individueller Abänderungen oder Fluktuationen zurückzuführen.

Speziell der Artbildung liegen nach de Vries sprungweise, auf dem Auftreten neuer Erbeinheiten (Pangene) beruhende, auf den ganzen Habitus (Wuchs, Blätter, Früchte u. a.) sich erstreckende

[1]) Vgl. auch Ekman 1911, S. 71, bes. Anm. 1, u. Semon 1912 (s. Kap. 15, S. 149), S. 178.

[2]) Vgl. Mutationstheorie, I, S. 3, II, S. 442 u. a. a. O.

Mutationen, wie er sie bei der Nachtkerze, Oenothera Lamarckiana, beobachtete, zugrunde. Außer diesen progressiven Mutationen vom Oenothera-Typus (Totalmutationen)[1]) sind noch retrogressive und degressive Mutationen (Partialmutationen) zu unterscheiden. Erstere entstehen, indem eine Erbeinheit latent wird und den Ausfall einer Eigenschaft hervorruft, letztere, indem eine latente Anlage wieder aktiv wird und ein Merkmal der Vorfahren wieder sichtbar werden läßt (Atavismus). Diese beiden Formen von Mutationen liegen nach de Vries nicht der Art-, sondern nur der Rassenbildung zugrunde, für sie allein gelten die Mendelschen Regeln. Während alle genannten Mutationen erblich und blastogenen Ursprungs sind, sind die dem Quételetschen Gesetz folgenden Fluktuationen exogenen Ursprungs und nicht-erblich.

Was die Beteiligung der Mutationen bei der Artbildung anbelangt, so bleiben nach de Vries die einzelnen Arten, abgesehen von nichterblichen Fluktuationen, lange Zeit, unter Umständen Tausende von Jahren, konstant (immutable Periode), um dann in einer kurzen, aus inneren Ursachen auftretenden Mutationsperiode gewissermaßen explosionsartig in eine größere Zahl von Elementararten oder Mutanten zersprengt zu werden, die im allgemeinen ihre Eigenschaften konstant vererben, aber der natürlichen Auslese unterliegen. In einer solchen Mutationsperiode soll sich zurzeit Oenothera Lamarckiana befinden.

Sehr bald wurde[2]) die Vermutung ausgesprochen, daß Oenothera Lamarckiana ein sehr komplizierter Bastard sei, dessen Merkmale bei Kreuzung mit anderen Arten und mit eigenen Mutanten nach dem Mendelschen Modus aufgespalten und immer wieder neu kombiniert werden. Diese Auffassung erhielt durch Beobachtungen von Renner eine Stütze, wonach bei Selbstbestäubung von Oen. Lam. und ebenso bei Bestäubung mit dem Pollen von Oen. biennis regelmäßig die Hälfte der Embryonen nach 1 oder 2 Zellteilungen zugrunde gehen[3]). Renner nahm nun an, daß alle Individuen von Oen. Lam. in ihren unreifen Keimzellen zwei Komplexe von Anlagen enthalten, die gewissermaßen gesondert nebeneinander liegen und bei der Bildung der Ei- und Pollenzellen gespalten werden: der velans- und der gaudens-Komplex, so benannt nach den „Zwillingsbastarden“ Oen. velutina und laeta, die nach Beobachtungen von de Vries[4])

[1]) Vgl. Haecker, Jahrb. Ver. Vaterl. Naturk. 1908, S. 362; Tiefs.-Rad., S. 637.

[2]) Vgl. besonders Heribert-Nilsson 1912, 1915, u. J. A. Honing, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 4, 1911.

[3]) Renner 1914, 1917, sowie Geerts, Rec. trav. bot. néerl., Vol. 5, 1909, welcher angab, daß die Hälfte der Samenanlagen von Oen. Lam. von vornherein befruchtungsunfähig sei. Zur Orientierung vgl. auch Renner 1918 u. Lehmann 1919; über die Chromosomenfrage (Gates, Stomps u. a.) s. Kap. 28.

[4]) De Vries 1907, 1908, sowie Zeitschr. ind. Abst., Bd. 19, 1918, S. 1 (Oen. Lam. var. velutina; hierzu Renner, Ber. D. bot. Ges., Bd. 36, 1919); Gen., Vol. 3, 1908, S. 397 (Oen. Hookeri); Bot. Gaz., Vol. 65, 1918, S. 377 (Oen. grandiflora).

bei Kreuzung von Oen. muricata ♀ oder biennis ♀ mit Oen. Lam. ♂ in F_1 regelmäßig in annähernd gleicher Zahl und als konstante Bastarde auftreten. Bei Selbstbestäubung von Oen. Lam. würden also entstehen: 25 Proz. velans-velans-, 50 Proz. velans-gaudens- und 25 Proz. gaudens-gaudens-Individuen, aber die erst- und letztgenannten homozygoten Keime gehen regelmäßig als ganz junge Embryonen zugrunde und nur die 50 Proz. velans-gaudens-Keime wachsen zum Typus der Oen. Lam. heran. Oen. Lam. ist also ein „komplex-hybrider" oder „komplex-heterozygoter" Bastard, dessen Nachkommenschaft bei Selbstbestäubung scheinbar konstant ist, weil regelmäßig zwei Zygotenklassen aus Mangel an Lebenskraft zugrunde gehen.

Die Bildung der drei als „Mutationen" auftretenden Zwillingsbastarde" wird dadurch erklärt, daß auch die als Weibchen benutzten Arten zwei Anlagenkomplexe besitzen, z. B. Oen. muricata die Komplexe rigens und curvans. Die betreffenden Arten sind aber außerdem heterogam (de Vries)[1], d. h. es entstehen zweierlei Ei- und zweierlei Pollenzellen, aber von den Samenanlagen sind nur die Träger des rigens-Komplexes (welcher straff aufrechten Stengelwuchs vererbt), von den Pollenzellen nur die Träger des curvans-Komplexes (welcher nickende Stengelspitzen überträgt) befruchtungsfähig. Es kommen also bei der Kreuzung muricata ♀ × Lamarckiana ♂ in Betracht (rigens ♀) × (velans ♂). (gaudens ♂), woraus die Bastarde velutina und laeta resultieren. Auch de Vries (1917) hat sich im wesentlichen dieser Auffassung angeschlossen, doch ist nach ihm Oen. Lamarckiana trotzdem nicht als heterozygoter Bastard zu betrachten, vielmehr sollen die velans-Keimzellen durch dauernde sekundäre Mutation neben den laeta-Keimzellen entstehen. In bezug auf die Deutung der übrigen, bei Oenothera beobachteten „Mutationen" ergeben sich noch mancherlei Schwierigkeiten, auch ist bis jetzt nur zu einem kleinen Teil bekannt, wie sich im einzelnen die Erbeinheiten oder Gene verhalten[2]).

c) Beziehungen zur Genotypenlehre Johannsens.

Wie mit der Mutationstheorie, so stehen die neugewonnenen Anschauungen auch mit der Lehre Johannsens von den Populationen

[1]) De Vries (Mut., Bd. 2, S. 471) hatte die Beobachtung gemacht, daß bei Oenotheren die reziproken Bastarde zwischen zwei Arten, also z. B. (biennis ♀ × muricata ♂) und (muricata ♀ × biennis ♂), vielfach einander ungleich sind, und schloß (1911) aus der Beschaffenheit der doppeltreziproken Bastarde, die durch reziproke Kreuzung dieser beiden Bastarde (biennis ♀ × muricata ♂) ♀ × (muricata ♀ × biennis ♂) ♂ und umgekehrt entstehen, daß die Pollen- und Eizellen verschiedene Eigenschaften auf die Nachkommen übertragen. De Vries nannte Arten, welche eine Verschiedenheit zwischen den männlichen und weiblichen Erbschaften zeigen, heterogam (1911, S. 99). Man kann auch von einer Geschlechtsbegrenztheit der Komplexe reden (Renner).

[2]) Vgl. hierzu Heribert-Nilssons Beobachtungen bei Oen. Lam. rubrinervis (s. oben S. 269).

und reinen Linien in engstem Zusammenhang. Johannsen bezeichnet mit dem Ausdruck Population die Bevölkerung eines Landes oder den Bestand an Tieren oder Pflanzen einer gegebenen Art oder Rasse an einer bestimmten Örtlichkeit. Wenn man einen solchen Bestand in bezug auf ein einzelnes Merkmal variationsstatistisch untersucht, also z. B. das Samengewicht oder die relative Breite von Bohnen von Individuum zu Individuum mißt, wenn man ferner die erhaltenen Gewichts- oder Größenwerte in gleich große Klassen von beliebiger Begrenzung (z. B. 150 bis 200, 200 bis 250...) teilt und diese Klassen als Abszissenstrecken, die Zahl der zu jeder Klasse gehörenden Individuen als Ordinatenrechtecke aufträgt, so erhält man in der im 2. Kapitel angegebenen Weise ein Häufigkeits- oder Variationspolygon (S. 13, Fig. 5), welches im allgemeinen symmetrisch ist und so unmittelbar zum Ausdruck bringt, daß die mittleren Klassen durch die größte, die extremen durch die kleinste Zahl von Individuen vertreten zu sein pflegen (Quételetsches Gesetz).

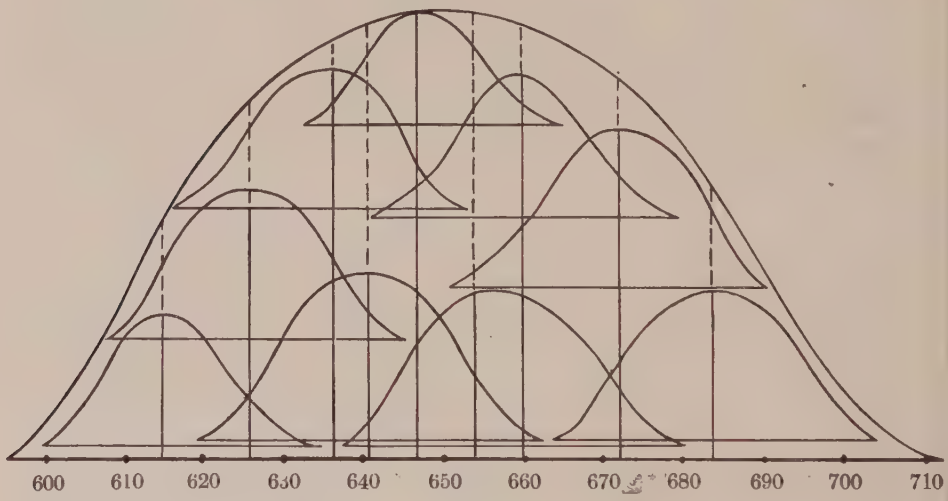
Beim ersten Anblick des Variationspolygons erscheinen derartige Populationen als systematische Einheiten, wenn man aber nach dem zuerst von Louis Lévêque de Vilmorin aufgestellten Isolationsprinzip (Prinzip der individuellen Nachkommenbeurteilung) die Nachkommen der einzelnen Mutterpflanzen separat untersucht und unter fortgesetzter Selbstbefruchtung „reine Linien" zieht, so wird sich in vielen Fällen der Nachweis führen lassen, daß eine scheinbar einheitliche Population oder, wie Johannsen sagt, ein **Phänotypus** in Wirklichkeit ein Gemenge von mehreren eigentlichen Einheiten, den **Biotypen** (Elementararten), darstellt, von denen jede, abgesehen von „fluktuierenden", um den Mittelwert schwankenden, durch die Lebensbedingungen bewirkten Varianten, sich bei Selbstbestäubung konstant von Generation zu Generation forterhält. Die äußeren Eigenschaften dieser Biotypen sind nach Johannsen durch besondere, trennbare und somit selbständige, in den Gameten enthaltene „Zustände" oder „Anlagen" oder, nach Johannsens Ausdrucksweise, durch die **Gene** bestimmt; die Gesamtheit dieser, in vieler Hinsicht den Determinanten Weismanns entsprechenden Gene bildet den **Genotypus** oder die genotypische Grundlage des Biotypus.

In dem früher angeführten Beispiele (S. 13, Fig. 5) scheint die Nachkommenschaft der kleinen Bohnen beim ersten Anblick des Variationspolygons ebenfalls einen einheitlichen Typus zu repräsentieren. In Wirklichkeit besteht aber dieser Phänotypus, obwohl die Muttersamen alle gleich groß waren, aus nicht weniger als 19 Biotypen oder reinen Linien, von welchen 5, 7, 6 und 1 bzw. in die Größenklassen 300 bis 350, 350 bis 400, 400 bis 450 und 500 bis 550 fallen. Unter den ausgewählten kleinen Muttersamen befanden sich also verhältnismäßig viele, welche tatsächlich zu kleinsamigen Typen (unter 350 mg), und nur ein einziger, welcher zu einem großsamigen Typus (über 450 mg) gehörte.

In Fig. 107 ist zur Veranschaulichung des Verhältnisses zwischen der Gesamtvariation des Phänotypus und den „fluktuierenden" Variationen der einzelnen Biotypen in vereinfachter Form ein von A. Lang gegebenes Schema dargestellt. Ähnlich wie

in Fig. 5 die Gewichtsklassen, so sind auch hier auf der Abszisse die Längenklassen, etwa die Millimeterklassen der Individuen eines Phänotypus abgetragen, wobei jedoch nur jeder 10. Millimeter markiert ist; die (nur zum Teil gezeichneten) Ordinaten stellen die Zahl der zu jeder Längenklasse (z. B. 614, 626) gehörigen Individuen dar. In die durch Verbindung der Ordinatenenden erhaltene Generalkurve des Phänotypus sind die Spezialkurven eingezeichnet, welche die Fluktuationen der einzelnen, durch Vererbungsversuche ermittelten Biotypen zur Anschauung bringen, wobei der Übersichtlichkeit halber die Basen der Spezialkurven nicht sämtlich in die Abszissenlinie gelegt, sondern zum Teil nach oben verschoben sind. Für jeden einzelnen Punkt der Abszisse (z. B. 614 oder 654) muß die Ordinate der Generalkurve gleich der Summe der Ordinaten der Spezialkurven sein.

Fig. 107.



General- und Spezialkurven für Phänotypus und Biotypen. Frei nach Lang.

Die Frage, ob die Ergebnisse Johannsens eine allgemeine Gültigkeit haben, ist bei einer Reihe von Objekten mit einelterlicher (vegetativer, schizogoner, parthenogenetischer) Vermehrung geprüft worden, indem in Familien, deren Glieder sämtlich von einem Individuum abstammten (clones, Klone nach Shulls Bezeichnung), die Erblichkeitsverhältnisse bestimmter Merkmale untersucht wurden. Auf diese Weise konnten die Befunde Johannsens von Elise Hanel und Lashley[1]) bei Hydra (Tentakelzahl), von Jennings bei Paramaecium (Körpergröße), von Woltereck und Agar bei Cladoceren (Kopfhöhe usw.), von Shull bei dem Rädertier Hydatina senta und von Ewing bei einer Blattlaus, Aphis avenae[2]), im wesentlichen be-

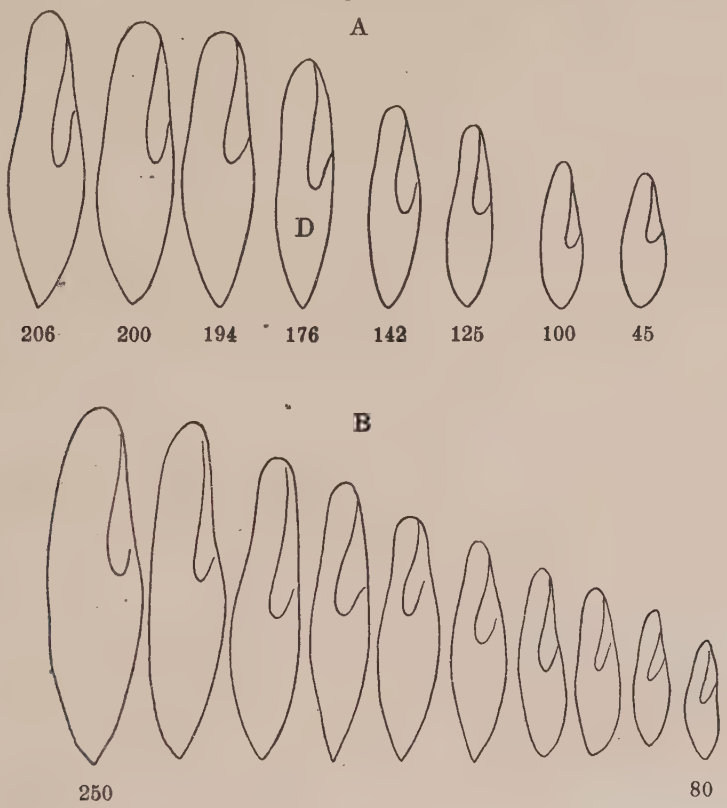
[1]) E. Hanel, Jen. Zeitschr., Bd. 43, 1908; Lashley, Journ. Exp. Zool., Vol. 19, 1915, u. Vol. 20, 1916. Hanels Ergebnisse waren von A. Hase, Arch. Rass. Ges. Biol. 1909, bestritten worden.

[2]) Jennings 1908; Woltereck 1909, 1911; Agar, Phil. Trans. Roy. Soc., Vol. 205, B, 1914; Shull, Journ. Exp. Zool, Vol. 10, 1911; Ewing, Biol. Bull., Vol. 26 u. 27, 1914.

stätigt werden. Doch haben sich, wie wir sehen werden, auch einige Widersprüche ergeben.

Die Fig. 108, A zeigt nach Jennings die mittleren Längen von acht verschiedenen Biotypen einer Paramaecium-Kultur (die genauen mittleren Längen sind unter den Umrissen in Mikromillimetern angegeben). In Fig. 108, B ist der Biotypus *D* der Fig. 108, A mit seinen zwischen 80 und 250 Mikromillimetern liegenden Fluktuationen dargestellt.

Fig. 108.



Phänotypus (A) und ein einzelner Biotypus (B) bei Paramaecium. Nach Jennings.

Daß zwischen Johannsens Auffassung[1]) und der Mendelschen Lehre bezüglich der Annahme von selbständigen, diskontinuierlich verschiedenen Erbeinheiten eine wesentliche Übereinstimmung besteht, braucht nicht näher ausgeführt zu werden. Insbesondere steht die Genotypenlehre mit der Annahme von „multiplen Allelomorphs“ im Einklang, wonach ein Charakter, z. B. die Scheck-

[1]) Zu ähnlichen Vorstellungen war auch schon Hjalmar Nilsson an der schwedischen Saatzuchtanstalt in Svalöf gelangt. Vgl. Johannsen 1903, S. 6; 1909, S. 162.

zeichnung der Mäuse und Ratten[1]), in einer ganzen Reihe verschiedener, selbständig erblicher, jedoch fluktuierend variabler Abstufungen $a, b, c, d, \ldots$ auftritt, zwischen denen die Relation $a > b > c > d$ besteht. Die Gesamtheit der Schecken, die in einer Zucht auftreten, würde einen Phänotypus, die einzelnen Abstufungen die Biotypen darstellen. Im ganzen kann jedenfalls gesagt werden, daß die Gene Johannsens den Faktoren der Mendelforschung entsprechen.

Die Genotypenlehre ist noch einen Schritt weiter gegangen, indem Johannsen in scharf präzisierter Weise die diskontinuierlichen, genotypischen (auf einer Abänderung der genotypischen Grundlage beruhenden), **erblichen** Unterschiede, durch welche die einzelnen Biotypen einer Population gekennzeichnet sind, und die fluktuierenden, persönlichen (bei fester genotypischer Grundlage auftretenden), **nichterblichen** Unterschiede, welche in den Variationskurven der einzelnen Biotypen zum Ausdruck kommen, einander gegenüberstellt. Das Vorkommen genotypischer Verschiebungen, d. h. kontinuierlicher (gleitender) Abänderungen der genotypischen Grundlage, will Johannsen allerdings nicht vollständig in Abrede stellen, jedoch glaubt er, daß bisher keine beweisenden Beobachtungen vorliegen.

Einen wichtigen Punkt bildet jedenfalls in der Auffassung Johannsens die **genotypische Festigkeit**, d. h. die relative Dauerhaftigkeit der einzelnen Biotypen. Neue Biotypen werden nach Johannsen, soweit sichere Beobachtungen zur Verfügung stehen, nur auf dem Wege einer stoßweisen Änderung oder Mutation gewonnen; eine solche erfolgt nur zeitweise, und somit stehen also der Selektion nicht, wie Darwin und Weismann annehmen, zu jeder Zeit zahlreiche richtungslose erbliche Variationen kleineren und kleinsten Umfangs und kontinuierlicher Art zur Verfügung. Denn die persönlichen Fluktuationen um den einzelnen Biotypus herum sind ja nach Johannsen mindestens in der Regel nichterblich.

Die Selektion erstreckt sich also nur auf die innerhalb eines Phänotypus vorkommenden, durch einzelne Merkmale oder ganze Merkmalskomplexe diskontinuierlich unterschiedenen Biotypen oder reinen Linien, und zwar in der Weise, daß sie die günstigen Biotypen unter Ausmerzung der ungünstigen isoliert. Sie kann beispielsweise innerhalb eines Phänotypus die größten oder kleinsten erblichen Typen isolieren und so den Mittelwert des gesamten Phänotypus nach der einen oder anderen seiner beiden Variationsgrenzen hin dauernd verschieben. Darauf beruht die Erfahrungstatsache, daß sich die Selektion im Anfang, d. h. solange innerhalb eines Phänotypus noch eine größere Zahl von Biotypen zur Verfügung stehen, in sichtbarer Weise als wirksam erweist, daß aber die Grenzen ihrer Wirksamkeit bald erreicht sind, sobald nämlich der

[1]) Vgl. auch Thomson, S. 369.

einzelne Biotypus isoliert ist. Die nichterblichen Fluktuationen im einzelnen Biotypus kommen nach Johannsen für die Selektion nicht in Betracht, und so werden in dem durch Selektion isolierten Biotypus die fluktuierenden Plus- und Minusvariationen im alten Umfange weiterbestehen.

Für die Auffassung, daß die fluktuierenden Plus- und Minusvariationen durch die Selektion nicht beeinflußt werden, findet Johannsen in seinen Experimenten eine Stütze. Weder das Samengewicht und die relative Breite der Bohnen, noch die „Schartigkeit" der Gerste[1]) konnte innerhalb der einzelnen reinen Linien durch Selektion modifiziert werden. Unabhängig von der persönlichen Beschaffenheit des Mutter- und Großmutterindividuums, d. h. unabhängig von der Größe des Ausschlages, welchen Mutter und Großmutter auf Grund der fluktuierenden Variabilität gegenüber dem Durchschnittswert des Biotypus zeigen, wird der durchschnittliche Charakter der Nachkommen einzig durch den Biotypus selber bestimmt, und die Selektion ist nicht imstande, in dieser Richtung eine Änderung herbeizuführen. Die Annahme Galtons[2]), daß die Beschaffenheit der Nachkommenschaft (ihre Abweichung vom Durchschnittscharakter der gegebenen Population) durchschnittlich betrachtet eine bestimmte Funktion der Beschaffenheit der verschiedenen Ahnengenerationen sei und daß der Rückschlag nach dem Regressionsgesetze erfolge, erhält durch die Experimente keine Stütze, wie überhaupt von seiten der meisten Vererbungsforscher die Galtonschen Gesetze höchstens als rein statistische, für Massen gültige Formulierungen angesehen werden, die über das Gesetzmäßige im Gang der Vererbung nichts aussagen[3]).

In ähnlicher Weise sind Pearl und Surface auf Grund langjähriger Untersuchungen zu dem Resultat gekommen, daß bei Plymouth-Rock-Hühnern durch Selektion von kontinuierlichen (fluktuierenden) Variationen keine Steigerung der Fruchtbarkeit innerhalb einer Linie erzielt werden kann[4]).

Gegen die Reinelinientheorie oder Genotypenlehre sind von verschiedenen Seiten nicht unerhebliche Einwände erhoben worden. So wurde gesagt, daß die bisher in Betracht gezogenen Merkmale (Größe, physiologische Besonderheiten usw.) nicht so scharf bestimmbar seien, wie z. B. Anwesenheit, Abwesenheit und Farbe von Pigmenten oder irgendwelche meristische Merkmale (s. S. 11), und daß sie in hohem Maße von Alter und Umwelt abhängen. Auch ist innerhalb der einzelnen Deszendenzen die Ähnlichkeit oder

[1]) D. h. das Auftreten leerer Stellen in der Ähre infolge der mangelnden Entwickelung einzelner Fruchtknoten.

[2]) Vgl. S. 9, 10.

[3]) Vgl. hierzu Darbishire 1905 u. 1906 (s. Kap. 2, S. 16); Bateson 1909, S. 129; Johannsen 1909, S. 163; Pearl 1911.

[4]) 1909, sowie Pearl 1912.

„Korrelation“ [1]) zwischen den Merkmalen einzelner Individuen und ihrer unmittelbaren Eltern vielfach größer als zwischen den Merkmalen derselben Individuen und ihrer entfernteren Ahnen, was für eine progressive Veränderung der Rasse und also gegen die Konstanzlehre Johannsens spricht. Endlich wurde auch hervorgehoben, daß sich die Selektion über zu wenige Generationen erstreckt habe und daß vielleicht bei längerer Wirkung die Ergebnisse sich anders gestaltet hätten.

d) Beziehungen zur Deszendenz- und Selektionstheorie.

Sehr umstritten ist noch die Frage, inwieweit durch die neuen Ergebnisse die Grundlagen der Selektionstheorie Darwins berührt werden. Beim ersten Bekanntwerden der neuen Tatsachen wurde hauptsächlich die Größe der Variation ohne Rücksicht auf ihr Zustandekommen betont und die Frage erörtert, ob als Angriffspunkte für die natürliche Zuchtwahl nur diskontinuierliche (sprungweise) Variationen — sei es Mutationen des ganzen Habitus vom Oenothera-Typus, sei es stoßweise, durch Abänderung einzelner Merkmale entstandene Aberrationen (Partialmutationen) — in Betracht kommen, oder ob auch eine allmähliche (gleitende), erbliche und daher von Generation zu Generation um kleine Differentiale fortschreitende Variabilität, also im wesentlichen das, was schon Darwin als individuelle fluktuierende Variabilität bezeichnet hat [2]), das Material für die Selektion darbietet. Die Antwort lautete verschieden: während de Vries und ein großer Teil der Botaniker nur die erstere Möglichkeit annahm, wurde namentlich von Weismann hervorgehoben, daß so komplizierte Anpassungen, wie es die Zeichnung der Blattschmetterlinge, die Augen der Tiefseefische sind, unmöglich bloß durch Häufung und Steigerung von vereinzelt vorkommenden und richtungslosen sprungweisen Mutationen entstanden sein können, und daß dies besonders für koadaptative oder harmonische Anpassungen gilt, d. h. solche, die sich auf verschiedene Organe desselben Individuums (z. B. Schrilleiste und Gegenleiste bei musizierenden Insekten) oder auf zwei verschiedene Individuen beziehen (z. B. männliche und weibliche Kopulationsorgane). Auch haben Weismann u. a. auf die Existenz sogenannter morphologisch-geographischer Formenketten [3]) hingewiesen. Solche liegen dann vor, wenn die in benachbarten Gebieten vorkommenden Lokalformen kontinuierlich inein-

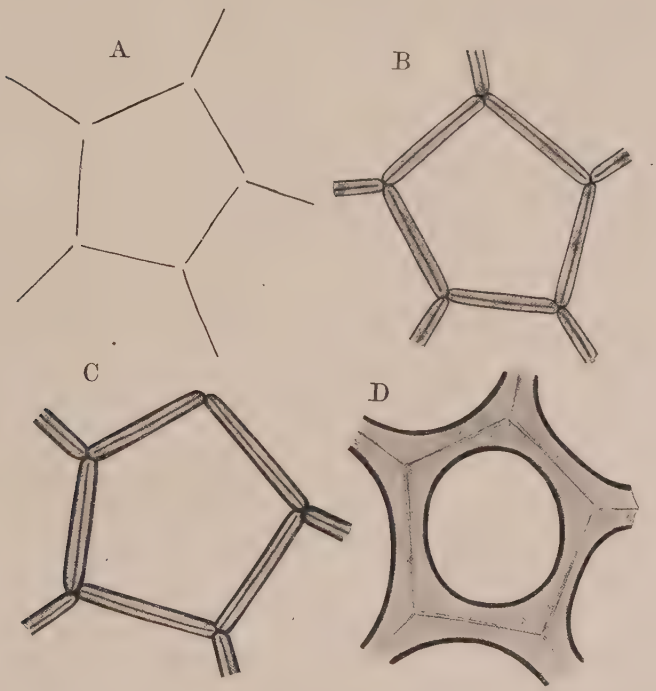
[1]) Vgl. Pearson 1910, Harris 1911, Kajanus 1913, Castle 1914.

[2]) Über Darwins Begriff der fluktuierenden oder individuellen Variationen und dessen erste Wandlungen vgl. de Vries 1901, S. 22; Plate 1908, S. 71 ff.; 1910, S. 573; 1913, S. 474; E. Lehmann, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 4, 1911; Über neuere Einteilungen d. Variationen vgl. Baur, Einf., 1911, S. 182; Fruwirth 1911; Nilsson-Ehle 1911b; Ekman 1911, S. 78; Woltereck 1909, S. 107.

[3]) Vgl. Weismann, Vorträge II, S. 251; Plate 1907; Haecker, Tiefs.-Rad., S. 660; 1909a, S. 15.

ander übergehen, und die nächstliegende Erklärung ist offenbar die, daß sie auf dem Wege einer kontinuierlichen Entwickelung unter fortgesetzter Wirkung der Selektion zustande kommen. Formenketten dieser Art sind bei Insekten (z. B. Carabus-Arten) und Vögeln (Acanthis, Melospiza u. a.) eine allgemein bekannte Erscheinung, sie wurden ferner durch die Gebrüder Sarasin und Plate für die Landschnecken

Fig. 109.



Skelettbildung der Radiolarien.

A Ablagerung der Primitivnadeln. B Abscheidung der Gallertvakuolen. C Verkieselung der Vakuolenhäute bei einer Aulosphäride (Aulastrum), D bei einer Castanellide (Castanidium).

von Celebes und von den Bahamas, von Ridgway[1]) für die Tigerpferde Afrikas, speziell das Burchellzebra, und von mir selbst für die Radiolarien nachgewiesen.

Nun führt aber die ausschließliche Berücksichtigung der Variationsgröße zu verschiedenen Schwierigkeiten, schon deshalb, weil auch solche Variationen, welche im übrigen durchaus das Verhalten der Partialmutationen zeigen, in ihrer äußeren Erscheinung keineswegs besonders beträchtlich zu sein brauchen und daher vielfach kaum von den fluktuierenden Abänderungen Darwins zu unterscheiden sind. Überdies kann, wie wir sahen (S. 265, 271), das äußere

[1]) Ridgway, Proc. Zool. Soc. Lond. 1909.

Bild gleitender Übergänge durch das Zusammenwirken mehrerer selbständiger diskontinuierlicher Faktoren zustande kommen, und umgekehrt ist es sehr wohl denkbar, daß sprungweise Abänderungen des äußeren Artbildes durch kontinuierliche Abänderungen des Artplasmas bzw. der „Faktoren" entstehen können, wie ich in einem Falle für Radiolarien wahrscheinlich machen konnte [1]).

Wie die gallertgefüllten Kieselröhren der Aulacanthiden (S. 31, Fig. 12), so entstehen auch die Skelettelemente der Aulosphäriden, Castanelliden und anderer Tripyleenfamilien in der Weise, daß zunächst innerhalb des Protoplasmaleibes längliche Gallerttropfen („Vakuolen" oder „Alveolen") gebildet werden, deren „Vakuolenhaut" später verkieselt. Ein Unterschied gegenüber den Aulacanthiden besteht nur darin, daß die Bildung der Gallertvakuolen im Anschluß an die zuerst abgeschiedenen kieseligen „Primitivnadeln" (Fig. 109, A) erfolgt. Wenn nun die länglichen, die feinen Primitivnadeln umschließenden Gallertvakuolen (Fig. 109, B) bis zur Verkieselung selbständig bleiben, so entsteht ein Maschenwerk von selbständigen Skelettröhren (Aulosphäriden, Fig. 109, C), fließen sie dagegen infolge stärkerer Kohäsion vor der Verkieselung zusammen, so bildet sich eine Gitterschale (Castanelliden, Fig. 109, D). Der Unterschied in der Kohäsion kann unmöglich bedeutend sein, da in einem Falle innerhalb desselben einzelligen Individuums nebeneinander beide Konstruktionstypen beobachtet wurden.

Es entscheidet also in diesem Falle eine vielleicht nur minimale Differenz in der Kohäsion der gallertigen Grundsubstanz des Kieselskeletts darüber, ob das aus lauter einzelnen hohlen Kieselröhren zusammengesetzte regelmäßige Maschenwerk der Aulosphäriden (Fig. 109, C) oder die äußerlich ganz verschiedene, von runden, fensterartigen Poren durchbrochene Gitterschale der Castanelliden (Fig. 109, D) zur Ausbildung kommt.

So ist man denn auch auf seiten der Anhänger der Mutations- und Genotypenlehre bald dazu gekommen, auf den Grad der Verschiedenheit zwischen Stammform und neuer Rasse oder Art weniger Wert zu legen, da aus der Größe des äußerlich erkennbaren Unterschiedes nicht entnommen werden kann, ob in einem gegebenen Fall das Resultat einer Mutation oder einer nicht-erblichen Modifikation vorliege, zumal auch viele Mutanten ihrerseits modifikabel sind und mit den Stammsippen transgredieren [2]). Besonders unter dem Einfluß der oben gegebenen Johannsenschen Einteilung und der Begriffsscheidungen Baurs und Fruwirths wurde wieder mehr der Hauptwert gelegt auf den Gegensatz zwischen nicht-erblichen Modifikationen und zwischen erblichen Variationen, die in vielen Fällen als ausgeprägt diskontinuierliche Abänderungen, also als Mutationen auftreten, in anderen aber durch Neukombination gleichsinniger oder ungleichsinniger Anlagen entstehen (Kombinationen Baurs) und namentlich bei stark modifikabeln äußeren Eigenschaften das Bild einer kontinuierlichen Abänderung zeigen können. Damit wurde im wesentlichen der Standpunkt wiedergewonnen, den Weismann mit seiner scharfen Gegenüberstellung von somatogenen und blastogenen Abänderungen eingenommen hatte [3]).

[1]) 1908, S. 660; 1909, S. 461. Vgl. auch Nilsson-Ehle 1911, S. 34.
[2]) Baur 1911, S. 7 u. 190; vgl. auch Nilsson-Ehle 1911b, Einleitung.
[3]) Vgl. Ekman 1911, S. 66; Plate 1913, S. 474.

Immerhin können wir an der Hauptunterscheidung zwischen diskontinuierlichen und kontinuierlichen Abänderungen festhalten und uns fragen, welche Formen der progressiven Variabilität der Artbildung zugrunde liegen und das eigentliche Material für die Ausleseprozesse bilden. Zunächst läßt sich jedenfalls auf Grund der neueren Ergebnisse so viel sagen, daß die Totalmutationen vom Oenothera-Typus sicher nicht die Rolle bei der Artbildung, die ihnen de Vries zugeschrieben hat, spielen, wenn auch allerdings das Wesen einiger dieser Mutationen noch nicht endgültig aufgeklärt ist.

Die Partialmutationen als die Ursachen mendelnder Merkmale stellen wohl die Hauptgrundlage der Rassenbildung dar, es ist aber zu betonen, daß mindestens die überwiegend große Mehrzahl der bisher sicher festgestellten Partialmutationen **Verlustmutationen,** d. h. auf den Wegfall eines Faktors zurückzuführen sind und daher für die progressive Artbildung im allgemeinen nicht in Frage kommen [1]).

In einigen Fällen sind auch Sprünge in fortschreitender Richtung (degressive Mutationen) beobachtet worden, die aber allerdings fast immer den Charakter von Atavismen haben. Hierher ist zu rechnen das Auftreten grüner Sprosse bei Mirabilis-Rassen mit grünfleckigen Blättern, ferner der Rückschlag rosablühender Erbsen auf die violettfarbige (purpurne) Stammform, das Auftreten voller Ährenbegrannung vom Wildhafertypus bei grannenlosen Kulturhafersorten u. a. [2]). Nur in wenigen Fällen kann von einer progressiven Variabilität wirklich die Rede sein, so vielleicht bei der Sordago-Krankheit von Mirabilis [3]).

Durch Partialmutationen wird also im allgemeinen nur bewirkt der Abbau der Stammformen durch Verlust einzelner Merkmale und ferner die Entstehung neuer Rassen durch Neukombination der Erbeinheiten, dagegen kommen nur in selteneren Fällen auf diese Weise Artkennzeichen zustande. So ist z. B. der weiße Halsring, der bei einer Reihe von Vögeln als gelegentliche Aberration oder als Rassenmerkmal auftritt, bei einigen Arten (Stockente, chinesischer und mongolischer Ringhalsfasan) dem Artbild einverleibt worden. Im übrigen läßt schon der Umstand, daß die meisten mutativ entstehenden Merkmale einen generellen oder gar universellen (ubiquitären) Charakter haben, d. h. daß sie bei sämtlichen Arten einer größeren Gruppe (Gattung, Familie, Klasse) gleichermaßen, wenn auch verschieden häufig vorkommen, eine gewisse Verschiedenheit von den eigentlich spezifischen, arttrennenden Eigenschaften erkennen.

---

[1]) Vgl. Baur 1911, S. 197; Nilsson-Ehle 1911. East hat bei der Zucht von 800 Spezies und Varietäten der Kartoffel 15 retrogressive, aber niemals progressive Knospenvariationen angetroffen (Connecticut Exp. Stat. Rep. 1909/10, S. 200).

[2]) Nach Correns 1910; Fruwirth, Arch. Rass. Ges. Biol. 1909, und E. v. Tschermak 1912, s. Kap. 24, S. 246; Nilsson-Ehle 1911, s. Kap. 24, S. 246. Vgl. auch Kajanus 1913 (Farbe der Beta-Rüben); Stomps, Biol. Centralbl., Bd. 37, 1917 (rotblühende Zweige an weißen Ribes-Pflanzen).

[3]) Correns 1915, s. Kap. 22/23, S. 233. Vgl. Kap. 26, S. 262

Wenn so den Mutationen als einzelnen Sprüngen gleich bei ihrem Auftreten ein beträchtlicher Einfluß auf die Artbildung nicht zuerkannt werden kann, so ist allerdings einzuräumen, daß man sich die Entstehung neuer Artbilder durch Kreuzung und Neukombination mehrerer mendelnder Merkmale sehr gut denken kann, wie dies neuerdings besonders Lotsy[1]) ausgeführt hat. In der Tat ist ja auch, wie wir gesehen haben (S. 231), besonders von Botanikern die Mendel-Analyse mit Erfolg auch für eine Reihe von Artmerkmalen unternommen worden, wobei freilich in der Regel nicht einfache und klare Spaltungsvorgänge beobachtet wurden, vielmehr zur Deutung der Erblichkeitsverhältnisse Zusatzhypothesen, vor allem die Polymeriehypothese (S. 245, 264), herangezogen werden mußte.

Ein sehr wesentlicher Punkt in der Frage nach der progressiven Artbildung, nämlich die Entstehung hochspezialisierter Anpassungsmerkmale (s. S. 282), ist auf diese Weise immer noch nicht in befriedigender Weise klargelegt, und so kehrte man immer wieder zu dem alten Darwin-Weismannschen Problem zurück, ob nicht doch auch kontinuierliche Umänderungen des Keimplasmas oder Genotypus[2]) und ein Einfluß der Selektion auf die Erhaltung und Befestigung dieser genotypischen Verschiebungen anzunehmen sei.

Für die Möglichkeit solcher kontinuierlicher Umwandlungen sprechen zunächst einmal manche der früher (Kap. 16) behandelten Versuchsergebnisse, welche eine von Generation zu Generation sich steigernde Wirkung der äußeren Bedingungen erkennen lassen, z. B. das in der 3. und 4. Generation immer stärkere Hervortreten der Daumenschwielen bei der männlichen Geburtshelferkröte (S. 156 f.). Auch tiergeographische Beobachtungen über Formenketten, deren Entstehung auf bestimmte meßbare Außenfaktoren zurückgeführt werden kann, vor allem die Beobachtungen von Ekman bei Limnocalanus (S. 167), bei dessen Abänderungen der abnehmende Salzgehalt der Seen und der zeitliche Faktor maßgebend sind, sind hierher zu rechnen.

Ferner liegen eine ganze Reihe von Untersuchungen vor, bei denen eine Bastardform auf Grund mehrfacher Rückkreuzung mit einer der Stammformen in anscheinend kontinuierlicher Weise dieser angenähert wurde, und andererseits kombinierte Kreuzungs- und Selektionsversuche, welche auf die Möglichkeit einer allmählichen Verschiebung des Genotypus unter der Wirkung der Selektion hinweisen.

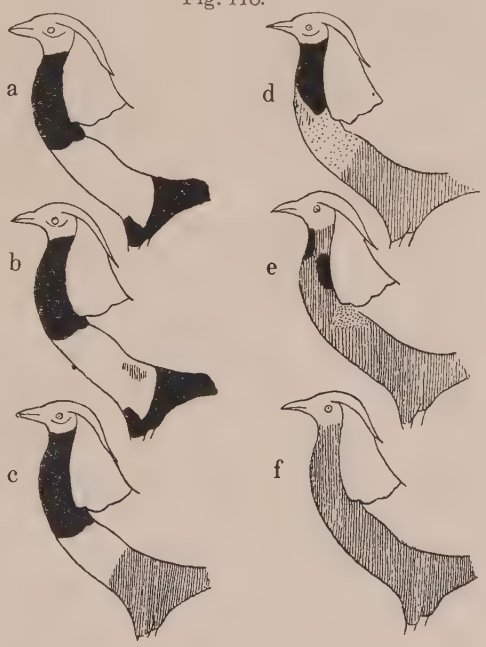
---

[1]) Lotsy 1913. Vgl. auch die Diskussion zwischen Lehmann (Zeitschr. ind. Abst., Bd. 11, 1913) u. Lotsy (ebenda, Bd. 12, 1914); ferner East, Amer. Natur., Vol. 54, 1920 und Ostenfeld, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 3, 1910.

[2]) Auch Johannsen 1909, S. 357, hat, wie oben angedeutet, eine solche genotypische Verschiebung, falls es sich um sehr lange Generationsreihen handelt, als nicht unmöglich, wenn auch als sehr unwahrscheinlich bezeichnet. Vgl. hierzu auch Plate 1910, S. 583.

In ersterer Hinsicht sind zu erwähnen die Kreuzungen, welche Ghigi[1]) zwischen Gold- und Amherstfasan ausgeführt hat (Fig. 110). Hier zeigt der F_1-Bastard (Fig. 110, e) an der Unterseite noch die rote Farbe des Goldfasans (f), nur daß sich an den Seiten der Brust ein dreieckiges gelbes Feld und an Kehle und Halsseiten kleine grüne Flecke, also Anklänge an den Amherstfasan (a) vorfinden. Bei fortgesetzter Rückkreuzung mit dem Amherstfasan tritt eine fortschreitende Annäherung an diesen hervor (d, c, b). Es liegt hier am nächsten, an eine größere oder kleinere Verschiebung des Anlagenkomplexes der einen Stammform unter dem Einfluß der Erbsubstanz der anderen und im Zusammenhang damit an eine unreine Spaltung zu denken[2]). Zu gleichen, fast noch deutlicheren Ergebnissen sind auch Castle und Hadley[3]) bei Rückkreuzungsversuchen, die mit Kaninchen (englischen Schecken und Belgiern) ausgeführt wurden, gelangt.

Fig. 110.



Kreuzung von Phasianus amherstiae ♀ (a) × pictus ♂ (f). Nach der Beschreibung von Ghigi entworfen.

Die grünen, schwarz geränderten Federn sind schwarz, die gelben punktiert, die roten senkrecht schraffiert wiedergegeben.

Auf dem zweiten Wege hat Castle den Nachweis zu führen versucht, daß der langohrige Charakter der „Widderkaninchen“ ein durch Selektion langsam aufgebautes Merkmal sei. Bei Kreuzung von Langohren mit Kurzohren hatte er nämlich Halbblutlangohren mit einer intermediären, bei Inzucht der Halbbluttiere konstant sich vererbenden Ohrenlänge erhalten, ebenso entstand bei Kreuzung von Halbblutlangohren mit Vollblutlangohren

[1]) A. Ghigi, Arch. zoologico, Vol. 1, 1903. Näheres s. Haecker, Phän., 1918, S. 172.

[2]) Auf einen ähnlichen Fall habe ich schon vor langer Zeit aufmerksam gemacht. Die Bastarde Ursus maritimus ♂ × U. arctos ♀ sind in bezug auf die Form des Kopfes und die Färbung intermediär. Bei Rückkreuzung der F_1-Bastarde mit dem Vater findet in beiderlei Hinsicht eine weitere Annäherung an diesen statt (Zool. Jahrb., Suppl. 4; 1904, S. 178). Ähnliche Verhältnisse scheinen bei der Kreuzung zwischen Iltis und Frett vorzuliegen. Vgl. Plate 1910, S. 566.

[3]) Castle u. Hadley, Amer. Natur., Jan. 1915. Bezüglich ähnlicher Rückkreuzungen vgl. Castle 1912.

eine Bastardrasse von Dreiviertelblutlangohren, deren Ohrenlänge ungefähr in der Mitte zwischen derjenigen der Halbblut- und Vollblutlangohren lag und sich bei Weiterzucht ebenfalls konstant erhielt usw. Aus der Möglichkeit, den Langohrcharakter in dieser Weise abzubauen und jede einzelne Zwischenstufe erblich zu fixieren, schloß Castle umgekehrt, daß jener nicht diskontinuierlich entstanden sei, wie wahrscheinlich die mendelnden Charaktere, sondern ganz allmählich auf Grund von Selektionsprozessen [1]).

Ebenso berühmt sind die Kreuzungs- und Selektionsversuche, welche zuerst Mac Curdy und Castle mit Rassen der Wanderratte ausgeführt haben. Gekreuzt wurden irische Ratten, die bis auf den weißgefleckten oder weißen Bauch einfarbig schwarz oder grau sind, mit Haubenratten, bei welchen nur Kopf, Schultern und Vorderbeine, sowie eine in der Breite wechselnde Rückenlängsbinde pigmentiert sind: Es gelang hierbei durch Selektion der Nachkommen bei dem irischen Typus die weißen Gebiete der Unterseite stark zu vergrößern und umgekehrt bei den Haubenratten eine zunehmende Vergrößerung oder Verkleinerung der Rückenbinde zu erzielen, so daß schließlich alle Zwischenstufen zwischen beiden Rassen erreicht wurden [2]).

Um die Ergebnisse dieser kombinierten Kreuzungs- und Selektionsversuche zu erklären, kann man entweder ebenfalls eine gegenseitige Beeinflussung der Anlagenkomplexe mehr kontinuierlicher Art und eine unreine Spaltung annehmen oder sich denken, daß die Mendelcharaktere quantitativ variieren und daß diese quantitativ kontinuierlichen Variationen die Tendenz haben, sich von Generation zu Generation zu erhalten [3]). Castle selbst, der anfangs an die erste Möglichkeit gedacht hat, näherte sich später der Polymeriehypothese, indem er eine Beeinflussung des Scheckfaktors durch eine wechselnde Zahl von „abändernden Faktoren" (modifiers) annahm [4]), während Ziegler sich auf Grund eigener, mit den Farbenrassen der Ratten ausgeführter Kreuzungs- und Selektionsversuche auf den Standpunkt der reinen Polymeriehypothese stellt und die Wirkungsweise der polymeren Scheckfaktoren durch Reduktion und Neukombination der Chromosomen (s. Kap. 34) zu verdeutlichen versucht.

Eindeutiger scheinen die Ergebnisse einiger Reinelinienversuche zu sein, die mit einelterlich sich vermehrenden Formen ausgeführt wurden und Ergebnisse zur Folge hatten, die im Widerspruch zu den früher erwähnten (S. 278) stehen. So fand Jennings im Gegensatz zu seinen Beobachtungen bei Paramaecium, daß bei dem beschalten Rhizopod Difflugia coronata die Populationen sich

[1]) Siehe besonders Castle, Walter usw. 1910 und Lang 1910, sowie dessen Referat über Castle 1910.

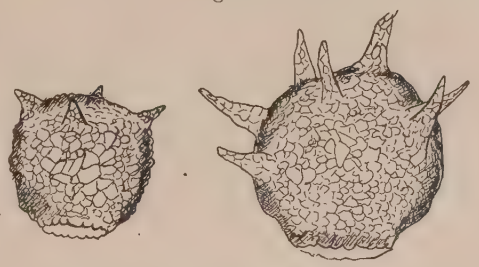
[2]) Mac Curdy u. Castle 1907; Castle 1912; Castle u. Philipps 1914.

[3]) Castle u. Philipps, S. 23.

[4]) l. c., S. 24. (Vgl. auch Goldschmidt 1920, S. 76, Anm.)

allerdings in mehrere, erblich verschiedene Stämme (strains) auflösen lassen, die sich in Schalengröße, in Zahl und Länge der Schalendornen u. a. unterscheiden (Fig. 111). Wenn man aber eine einzelne Familie untersucht, so stellt sich heraus, daß die Nachkommen ihren unmittelbaren Eltern mehr ähnlich sind, als den entfernteren Gliedern der Familie, daß die meisten Variationen einen ausgesprochen kontinuierlichen Charakter tragen und daß mit Bezug auf die genannten Merkmale die Selektion in unverkennbarer Weise wirksam ist. Im Verlauf einer Reihe von Generationen kann also eine einzelne Familie in mehrere erblich verschiedene Sippen differenziert werden [1]). In ähnlicher Weise konnte Middleton bei dem hypotrischen Infusor Stylonychia (S. 113, Fig. 72) durch Selektion aus einer Familie Stämme mit größerer oder geringerer Teilungsgeschwindigkeit, Banta bei Cladoceren (Simocephalus) innerhalb eines Klons Stämme mit verschiedener Lichtempfindlichkeit herauszüchten [2]).

Fig. 111.



Zwei Varianten von Difflugia coronata mit verschiedener Schalengröße, Dornenzahl und Dornengröße. Nach Jennings.

Die Beobachtungen von Stout [3]) bei der bekannten buntblätterigen, mit vegetativem Vermehrungsvermögen ausgestatteten Zierpflanze Coleus zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit den Befunden bei Difflugia, insofern die Auslese verschiedener Teilstücke der elterlichen Pflanze und ihre vegetative Vermehrung eine große Anzahl von Stämmen liefert, die sich in bezug auf Farbe, Buntheit und Form der Blätter erblich unterscheiden. Da indessen die Buntblätterigkeit oder Panaschierung vermutlich auf inäqualen (erbungleichen) Teilungen vegetativer Zellen [4]), also auf vegetativen Spaltungen beruht, so haben wir es offenbar mit Vorgängen zu tun, die der Entstehung diskontinuierlich verschiedener Nachkommen auf dem Wege echter Mendelscher Spaltungen näher stehen.

Im ganzen besteht also doch eine große Wahrscheinlichkeit dafür, daß bei der Rassen- und Artbildung, namentlich bei der Entstehung hochspezialisierter Anpassungscharaktere und geographischer Formenketten kontinuierliche Veränderungen des Keimplasmas oder Genotypus unter der Wirkung der Lebenslage und der Selektion

---

[1]) Beobachtungen ähnlicher Art sind auch bei Paramaecium (Calkins und Miss Gregory), Hydatina (Whitney) und manchen anderen Objekten gemacht worden. Vgl. Pearson 1910 und die Kritik bei Lashley 1915, S. 203.

[2]) A. R. Middleton, Journ. Exp. Zool., Vol. 19, 1915; A. M. Banta, Proc Soc. Exp. Biol. a. Med., 16, 1919.

[3]) A. B. Stout, Carneg. Inst. Publ. 218, 1915.

[4]) Baur, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 1, 1908/09 (Pelargonium), S. 348; E. Küster, Biol. Centralbl., Bd. 39, 1919, S. 241. Vgl. auch Küster, Verteilung des Anthocyans bei Coleusspielarten. Flora, Bd. 10, 1917.

vorkommen. Vielleicht kann man in Anlehnung an Ekman sagen, daß zwischen Mutationen und erblichen Fluktuationen kein Wesensunterschied, sondern nur ein Gradunterschied besteht, und daß kontinuierliche Abänderungen des Keimplasmas — man wird hinzufügen müssen: soweit man bei Veränderungen komplizierter chemischer Verbindungen überhaupt von kontinuierlichen Änderungen sprechen kann — im allgemeinen nur bei Einzelligen als kontinuierliche Veränderungen der äußeren Eigenschaften hervortreten, daß sie aber bei den Vielzelligen in sehr vielen Fällen — nach Ekman „immer" — sich diskontinuierlich äußern werden, da bei den Vielzelligen infolge der verwickelten Entwickelungsvorgänge schon bei kleinen Änderungen des Ausgangspunktes der Entwickelung (des Keimplasmas) große Ausschläge in der äußeren Erscheinung auftreten können.

— — —

Literaturverzeichnis zu Kapitel 27.

Bateson, W., Materials for the Studies of Variation. London 1894.
— 1909, s. Kap. *22/23*, S. *232*.
Baur, E., 1908, s. Kap. *20*, S. 195; 1911, 1914, s. Kap. *22/23*, S. *232*.
Castle, W. E., The inconstancy of unit-characters. Amer. Natur., Vol. 46, 1912.
—, Size inherit. and the pure line theory. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 12, 1914.
—, Walter, Mullenix u. Cobb 1909, s. Kap. *24*, S. 246.
— and Philipps, J. C., Piebald rats and selection. Carneg. Inst. Publ. 195, 1914.
Correns, C., Der Übergang aus d. homozyg. in einen heterozyg. Zustand usw. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 28, 1910.
Darbishire, A. D., 1905, 1906, s. Kap. *2*, S. 16.
Davenport, C. B., Evolution without mutation. Journ. Exp. Zool., Vol. *2*, 1905 (vgl. auch Sci., N. S., Vol. *22*, 1905 und Vol. *24*, 1906).
East, E. M., The rôle of selection in plant breeding. Pop. Sci. Monthly, 1910.
Ekman, Sv., Artbildung bei der Copepodengattung Limnocalanus usw. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 11, 1914.
Fruwirth, C., Über Variabilität und Modifikabilität. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 5, 1911.
Groß, J., Über Vererbung und Artbildung. Biol. Centralbl., Bd. 31, 1911.
Haecker, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1909.
—, Tiefsee-Radiol. Erg. D. Tiefs.-Exp., Bd. 14, 1908.
—, Die Radiolarien in der Variations- und Artbildungslehre. Ebenda, Bd. *2*, 1909 (1909 a).
Harris, J. A., The biometrical proof of the pure line theory. Amer. Natur., Vol. 45, 1911.
Heribert-Nilsson, N., D. Variab. der Oen. Lamarck. u. d. Probl. d. Mutat. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 8, 1912.
—, Die Spaltungsersch. d. Oen. Lam. Lunds Univ. Årsskr., Bd. 12, 1915.
Jennings, H. S., Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. I. Journ. Exp. Zool., Vol. 5, 1908. II. Proc. Amer. Phil. Soc., Vol. 47, 1908.
—, The effect of conjugation in Paramaecium. Journ. Exp. Zool., Vol. 14, 1913.
—, Heredity, variation etc. of Difflugia corona. Genetics, Vol. 1, 1916.
Johannsen, W., Über Erblichkeit in Populationen und reinen Linien. Jena 1903.
—, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1909. 2. deutsche Aufl. Jena 1914.
—, The genotype conception of heredity. Amer. Natur., Vol. 45, 1911.

Kajanus, B., Über die Vererb. gewisser Merkmale der Beta- u. Brassica-Rüben. Zeitschr. Pflanzenzücht., Bd. 1, 1912.
Lang, A., Über Vererbungsversuche. Verh. Zool. Ges. 1909.
—, Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen usw. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 4, 1910.
—, Referat über Castle. Ebenda.
Lehmann, E., Über neue Oenotherenarbeiten. Zeitschr. Bot., Jahrg. 10, 1919.
Lotsy, J. P., Fortschr. unserer Anschauungen über Deszendenz usw. Progr. rei bot., Vol. 4, 1913.
Mac Curdy u. Castle, s. Kap. 22/23, S. 233.
Nilsson-Ehle 1911, 1911a, 1911b, s. Kap. 24, S. 246.
—, Über einen als Hemmungsfaktor d. Begrannung auftret. Farbenfaktor b. Hafer. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 12, 1914.
Pearl, R., Biometric ideas and methods in biology etc. Scientia, Vol. 10, 1911.
—, The mode of inher. of fecundity in domestic fowl. Journ. Exp. Zool., Vol. 13, 1912.
— and Surface, F. M., Is there a Cumulative Effect of Selection? Zeitschr. ind. Abst., Bd. 2, 1909.
Pearson, K., Darwinism, biometry, and some recent biology I. Biometrika, Vol. 7, 1910.
Plate, L., Die Variab. u. d. Artbild. n. d. Prinzip geogr. Formenketten usw. Arch. Rass. Biol., 4. Jahrg., 1907.
—, Selektionsprinzip und Probl. der Artbildung. 3. Aufl. Leipzig 1908.
—, Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 2, Jena 1910.
—, Vererbungslehre. Leipzig 1913.
Renner, O., Befr. u. Embryobildung b. Oen. Lam. Flora, N. F., Bd. 7, 1914.
—, Versuche ü. d. gamet. Konst. der Oenotheren. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 18, 1917.
—, Oen. Lam. u. d. Mutationsth. Naturw. 1918.
—, Weit. Vererbungsstud. an Oenotheren. Flora, N. F., Bd. 11, 1918.
—, Z. Biol. u. Morph. d. männl. Haplonten usw. Zeitschr. Bot., Jahrg. 11, 1919.
—, Über Sichtbarwerden d. Mendelschen Spaltungen im Pollen usw. Ber. D. bot. Ges., Bd. 37, 1919.
Shull, G. H., Genotypes, biotypes, pure lines, and clones. Sci., N. S., Vol. 35, 1912.
Tammes, T., Die genotyp. Zusammensetz. einiger Varianten usw. Rec. Trav. bot. Néerl., Vol. 12, 1905.
Thomson, J. A., Heredity. London 1908.
Tower 1906; s. Kap. 17, S. 169.
Vries, H. de, Die Mutationstheorie. Leipzig 1901 und 1903.
—, On twin hybrids. Bot. Gaz., Vol. 44, 1907; vgl. Ber. D. bot. Ges., Bd. 26a, 1908.
—, Über doppeltreziproke Bastarde usw. Biol. Centralbl., Bd. 31, 1911.
—, Über gruppenweise Artbildung usw. Berlin (Bornträger) 1913.
—, Gute, harte und leere Samen von Oen. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 16, 1916.
—, Halbmutanten u. Zwillingsbastarde. Ber. D. bot. Ges., Bd. 35, 1917.
Woltereck, R., Weit. exp. Unters. ü. Artveränd. usw. Verh. D. zool. Ges. 1909.
— 1911, s. Kap. 16, S. 162.
—, Variation u. Artbildung I. Bern 1919.
Ziegler, H. E., Die Vererbungsl. in d. Biol. u. in d. Soziol. Jena 1918.

V. Abschnitt.

Rassen- und vererbungsgeschichtliche Aufgaben der Entwickelungsgeschichte (Phänogenetik).

Achtundzwanzigstes Kapitel.

Entwickelungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik).

Die wichtigsten theoretischen Grundlagen der neueren Vererbungsforschung sind die alte Annahme, daß die äußerlich sichtbaren erblichen Eigenschaften bedingt sind durch unsichtbare, in den Keimzellen eingeschlossene Anlagen oder Erbeinheiten, und die neugewonnene Anschauung, daß diese Erbeinheiten in der Regel ein sehr hohes Maß von erblicher Selbständigkeit und Konstanz zeigen. Nun wurde allerdings bald ermittelt, daß die Beziehungen zwischen den Außenmerkmalen, wie man die Eigenschaften des fertigen Organismus genannt hat, und unsichtbaren Anlagen nicht immer einfacher Art sein können (S. 271), aber man gelangte doch — und darin liegt die Bedeutung der Faktorenhypothese — zu der Möglichkeit, mit den einzelnen Erbeinheiten — den „Faktoren“ oder „Genen“ — und mit den ihre Zusammenhänge symbolisierenden Erbformeln genau so zu rechnen und zu operieren, wie der Chemiker mit seinen praktisch bewährten Konstitutionsformeln.[1]

Man wird sich aber dem Eindruck nicht verschließen können, daß bei den berechtigten Versuchen, die grundsätzliche Allgemeingültigkeit der bei einfacheren Verhältnissen gewonnenen Anschauungen nachzuweisen und die entstehenden Schwierigkeiten durch Einführung von Zusatzhypothesen zu überwinden, vielfach der sichere Boden verlassen wird und daß auch die bisherige Methode, auf dem Weg des Kreuzungsexperimentes und mit Zuhilfenahme der Faktorenhypothese die Analyse und Synthese der Rassen durchzuführen, vielfach schon nahe an die Grenze der Leistungsfähigkeit gelangt ist. Einer der Hauptgründe, weshalb sich diesem Verfahren immer größere Schwierigkeiten in den Weg stellen, liegt darin, daß die Mendelforschung mit zwei gewissermaßen inkommensurabeln Größen arbeitet: mit den sichtbaren Außen-

eigenschaften des fertigen Organismus und mit den unsichtbaren, hypothetischen, in die Keimzellen eingeschlossenen Erbeinheiten.

Es wurden zwei Wege beschritten, um diese Kluft zu überbrücken. Ausgehend von der Vorstellung, daß der Kern und speziell die Substanz der Chromosomen den eigentlichen Träger der Vererbung darstelle (Kap. 13), hat man zunächst versucht, die einzelnen Anlagen in bestimmte Chromosomen oder Chromosomenteile zu lokalisieren. Diese später genauer zu besprechende Forschungsrichtung hat, seit Boveri und Sutton die ersten Grundsteine gelegt haben, hauptsächlich auf dem Gebiete der Geschlechtsbestimmungslehre zu überaus wertvollen Ergebnissen und Anregungen geführt und sie hat neuerdings wieder, infolge der Veröffentlichungen Morgans und seiner Schüler, die Aufmerksamkeit in hohem Maße auf sich gelenkt. Indessen darf nicht übersehen werden, daß in bezug auf die Frage nach dem Zusammenhang der Außenmerkmale und der unsichtbaren Anlagen noch nicht viel gewonnen ist, wenn man die Spaltung und Neukombination der Außenmerkmale gewissermaßen als eine Funktion oder Außenprojektion der Teilungs- und Verteilungserscheinungen bestimmter Chromosomen ansehen kann. Denn über die Art dieser Funktion fehlen bisher genauere Vorstellungen, wenn man nicht schon in der Annahme, daß Enzyme die Vermittler bilden, den Schlüssel gefunden zu haben glaubt.

Ein anderer Weg zu dem erwähnten Ziele ist die rückläufige entwickelungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse, die Phänogenetik[1]). Sie untersucht morphogenetisch und entwickelungsphysiologisch die Entstehung der Außeneigenschaften des fertigen Organismus und sucht deren Wurzeln bis in möglichst frühe Entwickelungsstadien zurückzuverfolgen, indem sie Schritt für Schritt auf die während der Entwickelung wirksamen Zwischenprozesse und die vorübergehenden Zwischeneigenschaften zurückgeht.

Speziell auf dem Gebiete der Rassen- und Vererbungslehre hat also die Phänogenetik auszugehen von den fertigen Rassen- und Arteigenschaften, und zwar hat sie zu beginnen mit einer möglichst genauen morphologisch, histologisch und chemisch-physiologisch durchgeführten Differentialdiagnose der verschiedenen Varianten derselben Außeneigenschaft, z. B. der chemischen Unterschiede der Blütenfarbstoffe, wie sie Willstätter für verschiedene Pflanzenarten nachweisen konnte, oder der typischen Unterschiede, welche eine melanistische Form gegenüber der Normalform zeigt (Phänanalyse).

So hat F. Dyckerhoff für die melanistischen Formen von Aglia tau (S. 226, Fig. 100) nachgewiesen, daß der Melanismus mit Abänderungen im morphologischen Bau der Schuppen verbunden ist, und zwar nimmt die auch normalerweise vorhandene Unregelmäßigkeit der Schuppen mit der Verdunkelung zu, und zweitens treten bei einigen melanistischen Typen neue Schuppenformen auf, die der Normalform fehlen. Die melanistischen ♀♀ zeigen im allgemeinen unregelmäßigere und fremdartigere Schuppenformen als die ♂♂.

[1]) Haecker, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 8, 1912, S. 41; 1915; 1918 (im folgenden als „Phän." zitiert).

Sodann wird versucht, diese Varianten entwickelungsgeschichtlich bis zu den scheinbaren Gabelpunkten zurückzuverfolgen, d. h. bis zu denjenigen Stadien der Entwickelung, in welchen sich mit Hilfe der jetzigen Methoden erstmals eine Divergenz in der Entwickelung der Varianten beobachten läßt (Phänogenetik im engeren Sinne). Unter weiterer Vervollkommnung der Methode sucht man dann bis zu der Keimzelle zu gelangen und diejenigen Unterschiede in den strukturellen und chemischen Elementareigenschaften der Keimzellen aufzudecken, welche die Ursachen der äußeren Verschiedenheiten darstellen. Das ideale Ziel ist also der wirkliche Gabelpunkt, d. h. diejenige Entwickelungsphase der Keimzellen selbst, in welcher sich bei zwei verschiedenen Varianten ein verschiedenes strukturelles oder chemisches Verhalten erstmals bemerklich macht, sei es, daß dieser Punkt in der reifen Keimzelle oder schon in einem früheren Stadium der Keimzellenentwickelung zu suchen ist. Findet die Anlagenspaltung der Bastarde wirklich, wie meist angenommen wird, bei der Reifung statt, so wird man bei einem Vergleich zweier Rassen die Geschlechtszellenbildung der Bastarde zu untersuchen und ganz besonders auf die Reduktionsteilung zu achten haben.

Daß es nicht aussichtslos ist, dieses ideale Ziel zu erreichen, geht jetzt schon aus verschiedenen Beobachtungen hervor.

Für die Riesenform gigas der Oenothera Lamarckiana ist zuerst von Gates die Ansicht ausgesprochen worden, daß ihre wesentlichen morphologischen Unterscheidungsmerkmale auf die Größe der Zellen und daß die Zellengröße ihrerseits auf die gegenüber der typischen Form doppelt so große (tetraploide) Chromosomenzahl (28 statt 14 in den somatischen Zellen) zurückzuführen sei. Indessen ist von anderer Seite, besonders von de Vries und Stomps[1]) die Auffassung vertreten worden, daß die erhöhte Chromosomenzahl nicht die primäre Ursache des Riesenwuchses, sondern nur eine Begleiterscheinung der mutativen Entstehung einer neuen Art sei, ähnlich wie z. B. auch das „Geschlechtschromosom" (Kap. 35) vielleicht nicht, wie meist angenommen wird, den eigentlichen Träger des Geschlechts, sondern nur eine Begleiterscheinung der wirklichen geschlechtsbestimmenden Prozesse darstellt[2]). Vor allem wurde auf die Tatsache hingewiesen, daß es bei Oenothera, Narcissus[3]) und Primula sinensis[4]) riesenwüchsige Formen sowohl mit doppelter als solche mit normaler Zahl gibt. Auch beim Schilf (Phragmites) kommt eine gigas-Form mit normaler Chromosomenzahl vor, doch sind die Einzelchromosomen entschieden größer als bei der normalen Form[5]).

---

[1]) De Vries, Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913; Stomps 1912, 1916, 1919.
[2]) Stomps 1916, S. 156.
[3]) Stomps 1919.
[4]) R. P. Gregory, Proc. Camb. Phil. Soc., Vol. 15, 1909; Proc. Roy. Soc., B, Vol. 87, 1914; F. Keeble, Journ. Gen., Vol. 2, 1912.
[5]) G. Tischler, Ber. D. Bot. Ges., Bd. 36, 1919.

Vielleicht sind die Widersprüche durch die Annahme zu beseitigen, daß Riesenwuchs auf verschiedene Weise zustande kommen kann, sei es durch primäre Erhöhung der Chromosomenzahl, sei es durch Vergrößerung der Chromosomen (Phragmites), sei es durch einen primären, die Vermehrung der Teilungstätigkeit der Zellen bedingenden Faktor mit oder ohne Änderung der Chromosomenzahl, wie letzteres für den Menschen und für einige zoologische Objekte angegeben wird [1]). Daß aber speziell auch der erste Weg wirklich vorkommt, dafür sprechen solche Fälle, in denen experimentell die Tetraploidie als die primäre Ursache der gigas-Eigenschaften nachgewiesen werden kann, wie dies bei künstlich erzeugten Riesenformen von Spirogyra [2]) der Fall ist, und ebenso bei einigen der von Winkler erzeugten Solanum-Pfropfbastarde (S. 175), deren Ausgangszellen wohl durch Verschmelzung zweier diploider Zellen tetraploid geworden waren. Zoologische Gegenstände bilden die Riesenlarven von Seeigeln (Sphaerechinus), die aus Rieseneiern mit anderthalbfacher Chromosomenzahl (60 statt 40) entstehen [3]), ferner zwergwüchsige Amphibienbastarde mit haploider Chromosomenzahl [4]) und die früher (S. 95) erwähnte amerikanische Zwergform des Cyclops viridis, der statt 12 nur 6 Chromosomen besitzt.

Weiter dürften für die Analyse besonders aussichtsreich sein: die bei der Schnecke Crepidula als Variante auftretende Linkswindung, die von Conklin auf Verschiedenheiten im Verlauf der ersten Furchungsteilungen und vermutungsweise auf Anomalien im Gange der Reifungsteilungen zurückgeführt wurde, und ebenso die schon erwähnten Willstätterschen Ergebnisse in der Chemie der Pflanzenfarbstoffe, insofern sie die Aussicht eröffnen, daß auch bei Tieren manche chemisch-physiologische Eigenschaften allgemeinen Charakters, besonders die verschiedenen Arten der Pigmentierung, bei fortschreitenden Kenntnissen mit dem besonderen Chemismus der Keimzellen in Verbindung gebracht werden können.

Auch der Versuch Goldschmidts, die bei seinen Schwammspinnerkreuzungen (S. 255) beobachteten Unregelmäßigkeiten in der Entwickelung der primären und sekundären Geschlechtscharaktere in letzter Linie auf Störungen der quantitativen Verhältnisse der von den „Geschlechtschromosomen" abhängigen „Geschlechtsenzyme" zurückzuführen, ist hier zu erwähnen. Die Drosophila-Untersuchungen von Morgan und seinen Schülern werden später (Kap. 35) besprochen werden.

---

[1]) Phän., S. 24.

[2]) J. J. Gerassimoff, Zeitschr. allg. Phys., Bd. 1, 1902; C. van Wisselingh, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 22, 1920.

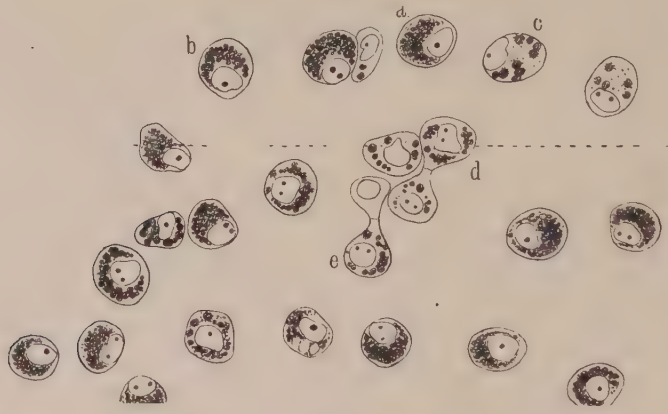
[3]) J. A. Bierens de Haan, Zool. Anz., Bd. 42, 1913.

[4]) G. Hertwig, Parth. b. Wirbelt., Arch. mikr. Anat., Bd. 81, II, 1913, S. 112, und Kreuz. an Amph., ebenda, Bd. 91, II, 1918, S. 61.

Wenn so erst in wenigen Fällen die Phänogenetik ihr letztes Ziel unmittelbar vor Augen liegen sieht, so gibt es auf der anderen Seite bereits zahlreiche Untersuchungsreihen, die am scheinbaren Gabelpunkt oder auf einer noch näher dem erwachsenen Zustand gelegenen Etappe der rückläufigen entwickelungsgeschichtlichen Analyse vorläufig stehen bleiben mußten, aber doch für die Rassen- und Vererbungslehre brauchbare, in mancher Hinsicht zu ganz neuen Gesichtspunkten führende Ergebnisse geliefert haben. Es sei hier nur auf drei Beispiele genauer eingegangen.

Eines der ersten phänogenetisch behandelten Objekte waren **die schwarze und die weiße Rasse des Axolotls.** Pernitzsch wies nach, daß hier der Albinismus (genauer: Albinoidismus oder extremer Akromelanismus) im wesentlichen auf Wachstumsverhältnissen, nämlich

Fig. 112.



Reihenstellung der pigmentierten Epidermiszellen.

Die punktierte Linie gibt die Rückenmitte an. a—c Übergang aus dem dotterhaltigen in das pigmenthaltige Stadium. d, e Telophasen der Teilung.

auf einer Verlangsamung und schließlichen Sistierung der mitotischen Teilungsvorgänge der im Korium gelegenen Pigmentzellen (Melanophoren und Xanthophoren) beruht. Es stellte sich jedoch später heraus [1]), daß auch die epidermalen Pigmentzellen ein paralleles Verhalten zeigen, und zwar konnte bei schlupfreifen Embryonen gezeigt werden, daß diese Chromatophoren bei der dunklen Rasse in großer Zahl durch Verwandlung und Teilung „pigmentierter Epidermiszellen" (Fig. 112) entstehen, d. h. stark dotterhaltiger und später stark pigmentierter Zellen, welche in der embryonalen Epidermis ziemlich gleichmäßig verteilt und als zurückgebliebene „Hautkeimzellen" anzusehen sind; daß dagegen bei der hellen Rasse nur wenige,

[1]) Pernitzsch 1913; Haecker 1916 (vgl. Phän., S. 92). Diese Ergebnisse sind von W. Schnakenbeck am lebenden Objekt bestätigt und erweitert worden (vgl. Haecker, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 25, 1921).

bald zugrunde gehende epidermale Pigmentzellen entstehen, die Hautkeimzellen aber auf mitotischem Wege in gewöhnliche, dotterlose und pigmentarme Epidermiszellen aufgeteilt werden. Welcher Art die Korrelation ist, die augenscheinlich zwischen der Entwickelung der korialen und derjenigen der epidermalen Pigmentzellen besteht, ob etwa von den Epidermisstellen mit stärkster Teilungsintensität teilungserregende Reizstoffe im Sinne Haberlandts auch an das Korium abgegeben werden, ist noch unbekannt[1]).

Jedenfalls ergibt sich also, daß bei der Frage nach den Rassenunterschieden des Axolotls neben dem chemisch-physiologischen Problem der Pigmententstehung ein entwickelungsgeschichtlich-histogenetisches einhergeht.

Fig. 113.

Frischgeschlüpfte Axolotllarve der schwarzen Rasse.

Wir gehen zu einem zweiten Beispiel über. Verschiedene Forscher haben sich bereits die Aufgabe gestellt, bestimmte **Zeichnungsmuster** entwickelungsgeschichtlich zu erklären. So hat Zenneck die primitive Zeichnung der Schlangen mit dem Verlauf embryonaler Hautvenen, van Rynberk die Querstreifung der Tigerpferde und anderer Säuger mit den Ausbreitungsgebieten der Hautnerven, K. Toldt jun. die Längsstreifen der Katze mit der Reihenstellung der „Leithaare" in Verbindung gebracht. Aber keine dieser Aufstellungen erlaubt eine Verallgemeinerung, und da nicht anzunehmen ist, daß die Haupttypen der Wirbeltierzeichnung auf vollkommen verschiedenen entwickelungsgeschichtlichen Grundlagen beruhen, so ist nach einem übergeordneten Erklärungsprinzip zu suchen. Dieses ist nach Beobachtungen, die beim Axolotl und neuerdings auch bei anderen Objekten gemacht worden sind, in der spezifischen Wachstumsordnung der Haut zu sehen.

Die frischgeschlüpften Axolotllarven (Fig. 113) haben eine charakteristische, an die des Flußbarsches (Perca fluviatilis) erinnernde Zeichnung: die schwarzen Pigmentzellen oder Melanophoren sind in mehreren (meist 4) Querbändern angeordnet, während die dazwischen liegenden Zonen infolge der hier überwiegenden Zahl der gelben Pigmentzellen oder Xanthophoren schmutzig gelb erscheinen. Bei den Larven der „weißen" Rasse sind die dunklen Bänder auf 4 bis 5 rundliche, zum Teil aus Melanophoren, größtenteils aber aus Xanthophoren bestehende Flecke am Grunde des Rückenflossensaumes reduziert.

Eine ähnliche „metameroide" Zeichnung findet sich bei manchen Bastarden, die durch Rückkreuzung der F_1-Tiere mit der weißen Rasse erhalten werden, auch im erwachsenen Zustande (S. 266).

---

[1]) Vgl. auch Herbst 1919 (s. oben S. 153), S. 27.

Auch sonst kommen beim Axolotl Zeichnungsformen vor, welche an diejenigen anderer Wirbeltiere erinnern. Bei Abkömmlingen der „Metameroidschecken" tritt, wenn sie in vollkommenem Dunkel gehalten werden, am Kopf eine gegen das umgebende Weiß scharf kontrastierende Kopfzeichnung auf, welche dem Verlauf der Facialis- und Lateralisäste entspricht und der sogenannten primären Längsstreifung vieler Wirbeltiere homolog zu setzen ist. Auch der Flossensaum ist dann sehr dunkel gefärbt, was gelegentlich auch bei älteren, sonst ganz weißen Larven auftritt [1]).

Endlich stellen die früher erwähnten pigmentierten Epidermiszellen (Fig. 112) bei Embryonen mittleren Alters die Stellen stärkster ektodermaler Pigmentbildung dar und bilden so ein wenn auch nur mikroskopisch wahrnehmbares und vergängliches geometrisches Zeichnungsrudiment, das mit der regelmäßigen Fleckung oder Schachbrettzeichnung vieler Säuger vergleichbar ist.

Nun kann man andererseits zeigen, daß das Hautwachstum des Axolotls [2]) kein gleichmäßiges (diffuses), sondern ein polyzentrisches ist, d. h. die Teilungsintensität der Zellen ist nicht an allen Stellen die nämliche, vielmehr bestehen neben Stellen mit schwächerem Wachstum solche mit intensiver Zellteilungsenergie. Letztere entsprechen aber denjenigen Orten, an welchen im Lauf der Entwickelung die dunklen Zeichnungselemente auftreten, im Einklang mit der vielfach gemachten Erfahrung, daß die Bildung autochthonen Epidermispigmentes und die Anhäufung bindegewebiger Pigmentzellen mit Vorliebe an Stellen energischer Teilungs- und Differenzierungstätigkeit vor sich geht.

Im einzelnen ist bezüglich des Zusammenfallens der Stellen stärkster Wachstumsenergie mit den dunklen Zeichnungselementen noch folgendes zu bemerken. Für den Axolotlembryo ist anzunehmen, daß in einem bestimmten sehr frühen Entwickelungsstadium die vorhandenen Ektodermzellen den Ausgangspunkt für die Entstehung je eines Wachstumsfeldes bilden, und daß innerhalb jedes Wachstumsfeldes von einer Gruppe zentraler Zellen, dem Wachstumskerne, aus auf Grund fortgesetzter Teilungen die peripheren Elemente des Feldes gebildet werden. Die im Wachstumskerne, also an der Stelle intensivster Teilungsenergie bestehende besonders starke Neigung zur Überführung von Reservestoffen in Pigment bleibt auch noch im letzten Reste der Wachstumskerne, in den beim Embryo noch deutlich in Reihen angeordneten pigmentierten Epidermiszellen (Fig. 112), bestehen und bekundet sich demgemäß in dem Auftreten eines vergänglichen schachbrettartigen Zeichnungsrudimentes. Ähnliche Ursachen mögen der Fleckung der Säuger, z. B. der Jugendzeichnung des Löwen oder der Tigerscheckung der Pferde, zugrunde liegen.

[1]) Abbildungen aller dieser Zeichnungsformen finden sich in Phän., S. 90, Fig. 54, 56; S. 219, Fig. 138.

[2]) Vgl. Phän., Kap. 16, S. 174.

Bei älteren Embryonen finden sich besonders starke Anhäufungen von Mitosen in der Nähe der Seitenlinien, den an den Rumpfseiten sich hinziehenden, vom Nervus lateralis versorgten Reihen von Hautsinnesorganen, die bei jungen Axolotllarven jederseits in der Dreizahl vorhanden und schon in frühen Embryonalstadien als längsgerichtete Reihen von Embryonalzellen erkennbar sind. Sie stellen gewissermaßen Hauptwachstumslinien dar, insofern sich von ihnen aus büschelförmig angeordnete Zellreihen (Zellströme) beiderseits zwischen die von den pigmentierten Epidermiszellen und ihren Deszendenten gebildeten Zellenhorste schieben (Fig. 114). Auch hier zeigen sich Beziehungen zur Pigmentierung, insofern bei ganz jungen weißen Larven die Hautsinnesorgane eine besonders reichliche Pigmentierung

Fig. 114.

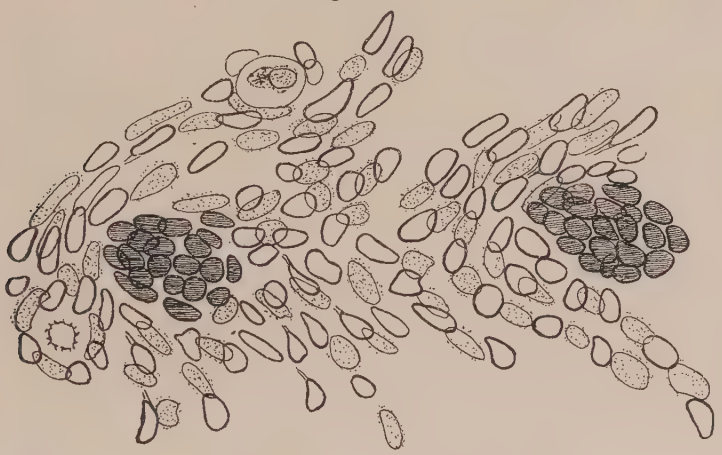


Fig. 115.

Fig. 114. Zwei Sinnesorgane der Seitenlinie und die von letzterer ausgehenden Zellströme. Fig. 115. Hauskatzenembryo. Epidermisverdickungen in Form von Linien, Strichelchen und Pünktchen (erste Haaranlagen). Nach Toldt.

zeigen und bei den im Dunkeln gezogenen „Streifenschecken“ die Pigmentzellen, wie wir sahen, auf die den Seitenlinien entsprechenden Kopflinien konzentriert sind.

Die nämliche Wachstumsordnung, welche der Entstehung dieser Leitlinien zugrunde liegt, mag auch noch bei den höheren Wirbeltieren, wenigstens andeutungsweise, fortbestehen und hier das Auftreten der Haarlinien, d. h. der in Reihen angeordneten ersten Haarkeime (Leithaare) des Säugetierembryos (Fig. 115), und die diesen Haarlinien genau entsprechende primäre Längsstreifung bedingen.

Die Mittellinie des Rückens zeigt beim jungen Axolotlembryo das gleiche Verhalten als Hauptwachstumslinie wie die Seitenlinie, insofern auch von ihr jederseits Zellreihen in die Nachbarschaft vorgeschoben werden. Es entspricht diesem Charakter der Mittellinie als

eines mitosenreichen Bildungsgewebes (Meristems), daß sich hier, wie wir sahen, manchmal stärkere Pigmentanhäufungen finden. Vielleicht ist der Aalstrich der Säuger durch ähnliche Verhältnisse bedingt.

Bei den älteren Embryonen und bei Junglarven (Fig. 113) läßt sich zeigen, daß an den Stellen, welche den breiten, dunklen Binden entsprechen, die Teilungstätigkeit der Epidermis intensiver ist als in den schmäleren, hellen Zwischenzonen; und zwar kommen an den ersteren auf ein Segment mehr als doppelt soviel Mitosen als an den letzteren. Auch die Querbänderung steht also fraglos mit der Wachstumsordnung der Haut im Zusammenhang. Auf ähnliche Verhältnisse mögen die breiten Querbinden vieler Fische (Perciden, Squamipennes, Scomberiden u. a.) und wohl auch die metameroide Scheckung der Säuger (Nager, Rinder) zurückzuführen sein.

Die einzelnen beim Axolotl entwickelungsgeschichtlich zu erklärenden Zeichnungsmuster — schachbrettartige Zeichnung, primäre Längsstreifung, Aalstrich, breite Querbinden — sind offenbar in hohem Maße genetisch voneinander unabhängig, so daß sie manchmal miteinander konkurrieren oder sich übereinanderlagern können, wie dies besonders schön bei Viverren, Antilopen und Moschustieren [1]) (Konkurrenz von Fleckung und Streifung) und bei den Gerschlerschen Zahnkarpfenbastarden [2]) (Interferenz von Querbinden und primärer Längsstreifung) hervortritt.

Daß speziell bei vielen Säugern statt dunkler Flecken und Streifen auf hellem Grunde umgekehrt helle Flecken und Streifen auf dunklem Grunde auftreten, steht mit einem auch von sonstigen Erscheinungen her bekannten Antagonismus, einem Balancieren zwischen besonders starker Pigmentierung und vollkommenem Pigmentmangel im Zusammenhang. Dieser äußert sich besonders darin, daß die gleichen Körperstellen (Mittellinie des Rückens, Ohr-, Schwanzspitze u. a.) bald schwarz, bald weiß sind.

Einen ähnlichen Zusammenhang zwischen Zeichnung und Hautwachstumsrhythmus, wie er beim Axolotl besteht, hat Sluiter [3]) beim Riesensalamander (Megalobatrachus) und bei Reptilien (Draco, Lycosoma) beobachtet. Ferner hat Goldschmidt [4]) bei Schmetterlingen gezeigt, daß das Zeichnungsmuster der Flügel unabhängig von der späteren Färbung als das Produkt eines differentiellen Wachstums angelegt wird, und ebenso ist Meirowsky [5]) bei Untersuchung reihenförmig und metameroid angeordneter Muttermale oder Naevi (pigmen-

[1]) Vgl. Genetta Victoriae (Phän., Fig. 110, nach Oldf. Thomas, Proc. Zool. Soc. 1901), Tragelaphus (vgl. L. Hecks Lebende Bilder, S. 95, 188, 189), sowie Hyemoschus und Tragulus (Abbild. u. a. bei Milne Edwards, Ann. Sci. nat., Zool., 1864, T. 2, Taf. 3).

[2]) Vgl. Baur, Einf., 2. Aufl., S. 225, und Gerschler, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 12, 1914.

[3]) C. Ph. Sluiter, Kon. Ak. Wetensch. Amsterd., Versl. 27. III. 1920, Deel II.

[4]) 1920, S. 76, 86. Vgl. Phän., S. 199.

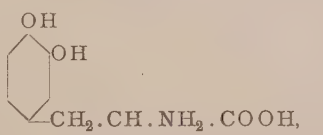
[5]) E. Meirowsky, Arch. Derm. u. Syph., Bd. 127, 1919.

tosi, flammei usw.) zu ganz analogen Vorstellungen über den Zusammenhang zwischen Hautwachstum und Pigmentierung gelangt.

Auf einem dritten Gebiete, bezüglich der **Pigmentierung** der Säuger und Vögel, ist die Phänogenetik zunächst noch kaum über das Stadium der phänanalytischen Rassendiagnostik hinausgelangt. Es wurde früher (S. 239) erwähnt, daß man, um die Kreuzungsresultate bei Nagern zu erklären, die Entstehung der Pigmente auf das intrazygotische Zusammentreten eines die Bildung einer Oxydase bedingenden Faktors und eines Faktors für die Entstehung eines Chromogens, d. h. einer Melanin-Vorstufe, zurückgeführt und dabei zunächst an Tyrosinase und Tyrosin gedacht hat.

In der Tat wurde Tyrosinase, d. h. eine Oxydase, welche Tyrosin in melaninartige Körper umzuwandeln vermag, nicht bloß in der Haut von Fröschen und Kröten, sondern auch in der von Kaninchen gefunden, und zwar bei schwarzen, blauen, braunen und wildfarbigen, aber nicht bei gelben und gelbwildfarbigen (rauchiggelben) und natürlich auch nicht bei albinotischen Tieren (Onslow). Das bei englischen Schecken (Papillons) vorkommende dominante Weiß soll durch das Vorhandensein einer hemmenden Substanz, einer Antityrosinase, verursacht sein.

Was das Chromogen betrifft, so spielt allerdings Tyrosin selbst und ebenso Tryptophan und Adrenalin, an die man auf Grund verschiedener Beobachtungen auf pathologischem Gebiet denken könnte, bei der Bildung der Haut- und Haarpigmente wahrscheinlich keine Rolle [1]), dagegen ist möglicherweise eine andere Aminosäure als Stammsubstanz der normalen Pigmente zu betrachten, nämlich das kurz als Dopa bezeichnete Dioxyphenylalanin:



ein Körper, der durch ein in der Haut von Nagern enthaltenes Ferment, die Dopaoxydase, zu einem Farbstoff oxydiert wird [2]). Werden Hautstücke (überlebende Gefrierdurchschnitte) in eine Dopalösung gelegt, so wird ein schwarzer Farbstoff gebildet. Albinotische Tiere und weiße Hautstellen von Schecken liefern keine Reaktion.

Soweit die wichtigsten phänanalytischen Tatsachen bei Nagern. Wie man sich im einzelnen die Entstehung der verschiedenen Farbenabstufungen zu denken hat, darüber besteht noch keine Klarheit. Einige Möglichkeiten sind schon früher aufgezählt worden. Neuerdings neigt man mehr dazu, daß weniger qualitative, als quantitative Verhältnisse der bei der Pigmentbildung wirksamen Faktoren in Betracht

[1]) E. Eichwald, Naturw. Woch., Bd. 17, 1918, S. 394.

[2]) B. Bloch, Arch. Derm. u. Syph., Bd. 124, 1917; Bloch u. Rynier, Zeitschr. ges. exp. Med., Bd. 5, 1917.

kommen, sei es, daß die äußerlich hervortretenden Färbungsverschiedenheiten nur auf verschiedenem Pigmentgehalt beruhen (Onslow) oder daß die Qualität des Chromogens oder der Enzyme und die aus den besonderen entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen sich ergebende Länge der Zeit, die für die Reaktion zur Verfügung steht, in Betracht kommen [1]).

Bei Vögeln, speziell bei Tauben, können die Unterschiede der Farbenrassen, abgesehen von dem zum Teil auf der Federnstruktur beruhenden Taubenblau, sowohl auf die verschiedene Größe und Form der Pigmentkörner, als auch auf verschiedene Löslichkeitsverhältnisse zurückgeführt werden. Insbesondere war es auch möglich, zwei verschiedene Reihen von melaninartigen Körpern nachzuweisen, nämlich die von Gortner [2]) unterschiedenen, in verdünnten Alkalien leicht löslichen Melanoproteine (in schwarzer Schafwolle nachweisbar) und die unlöslichen echten Melanine (z. B. in Kaninchenhaaren und schwarzen Federn). Indessen sind diese Unterschiede, wie E. Ladebeck [3]) bei Hühnern nachweisen konnte, nicht überall streng durchzuführen, und zwar läßt sich hier ein verschiedenes Verhalten der mehr primitiver (Bankiva-ähnlicher) gefärbten Rassen (rebhuhnfarbige Italiener) und der hochgezüchteten Farbenrassen (rote Sussexs und Rhodeländer) unterscheiden. Bei ersteren sind die mikroskopischen und chemischen Unterschiede viel geringer als bei letzteren.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 28.

Conklin, E. G., The cause of inverse symmetry. Anat. Anz., Bd. 23, 1903.
Gates, R. R., The Stature and Chromosomes of Oen. gigas. Arch. Zellf., Bd. 3, 1909.
—, Tetraploid Mutants and Chromosome Mechanisms. Biol. Centralbl., Bd. 33, 1913.
Goldschmidt, R., D. quant. Grundl. v. Vererb. u. Artbildung. Roux' Vortr. u. Aufs. Entw.-Mech., H. 24, 1920.
Haecker, V., Entwickelungsgesch. Eigenschafts- u. Rassenanalyse. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 14, 1915.
—, Zur Eigenschaftsanalyse der Wirbeltierzeichnung. Biol. Centralbl., Bd. 36, 1916.
—, Entwickelungsgesch. Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena 1918.
Lloyd-Jones, O., Studies on inher. in pigeons. II. Journ. Exp. Zool., Vol. 18, 1915.
Pernitzsch, R., Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl. Arch. mikr. Anat., Bd. 82, I, 1913.
Onslow, H., A contrib. to our knowl. of the chemistry of coat-colour etc. Proc. R. Soc., B, Vol. 89, 1915.
Spöttel, W., Über die Farben der Vogelfedern. II. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 38, 1914.
Stomps, Th. J., Die Entst. v. Oen. gigas. Ber. D. bot. Ges., Bd. 32, 1912.
—, Über d. Zusammenhang zw. Statur u. Chromosomenzahl b. d. Oen. Biol. Centralbl., Bd. 36, 1916.
—, Gigas-Mutation usw. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 21, 1919.
Toldt, K. jun., Beitr. z. Kenntnis d. Behaarung d. Säug. Zool. Jahrb. (Syst.), Bd. 33, 1912.
Winkler, H., Über d. exp. Erzeugung von Pfl. mit abweich. Chromosomenzahlen. Zeitschr. Bot., 8. Jahrg., 1916.

[1]) L. Wright, Journ. Hered., Vol. 5, 1917; Vol. 6, 1918 (zitiert bei Goldschmidt); Goldschmidt 1920, S. 83.

[2]) R. A. Gortner, On two different types of melanin. Proc. Soc. Exp. Biol., Vol. 9, 1912.

[3]) Arbeit noch nicht veröffentlicht. Vgl. Haecker, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 25, 1921.

Neunundzwanzigstes Kapitel.

Entwickelungsgeschichtliche Vererbungsregel.

Eine Zusammenstellung der auf zoologischem Gebiet bisher erlangten phänogenetischen Ergebnisse führt zunächst zu der Unterscheidung von entwickelungsgeschichtlich einfach- und komplex-verursachten Merkmalen. Diese Ausdrücke sind natürlich nur relativ zu nehmen. Aber in vielen Fällen ist die Unterscheidung ohne weiteres durchführbar. Zweifellos wird z. B. die Farbe einer schwarzen Rabenfeder auf einfachere Weise, d. h. durch das Zusammenwirken einer geringeren Anzahl von entwickelungsgeschichtlichen Prozessen, hervorgerufen, als das „Taubenblau" der Felsentaube oder das glänzende Blaugrün des Eisvogels. Denn bei letzteren beiden kommt neben dem Chemismus der Melaninbildung noch die Lokalisierung des dunklen Pigmentes auf die Unterfläche der Federnäste und die Entstehung besonderer Strukturverhältnisse (bei der Felsentaube eine den Federnästen aufgelagerte Staub- oder Puderschicht, beim Eisvogel eine Lage großer luftführender „Kästchenzellen") in Betracht, wodurch ein „trübes Medium" geschaffen und die Reflexion hauptsächlich der blauen Strahlen bewirkt wird.

Die Merkmale mit komplex-verursachter Entwickelung decken sich, wie gleich hier bemerkt sein soll, nur zum Teil mit den zusammengesetzten Charakteren Batesons. In beiden Fällen spielen bei der Entwickelung des fertigen Zustandes eine größere Anzahl von entwickelungsgeschichtlichen Prozessen eine Rolle, die selbständig variabel sein können. Aber während es bei den zusammengesetzten Charakteren gelingt, die den einzelnen Entwickelungsprozessen zugrunde liegenden Erbeinheiten durch Kreuzung zur Spaltung und Neukombination zu bringen, ist dies bei den komplex-verursachten Merkmalen im engeren Sinne nicht der Fall, weil die verschiedenen Entwickelungsprozesse und Entwickelungsmittel, obwohl ebenfalls erblich variabel und modifikabel, eng miteinander verkettet, unauflösbar koordiniert sind.

Zwischen der entwickelungsgeschichtlichen Natur und dem vererbungsgeschichtlichen Verhalten eines Merkmals bestehen nur engere

Beziehungen, die in einer aus zwei Hauptsätzen bestehenden entwickelungsgeschichtlichen Vererbungsregel zusammengefaßt werden können. Diese Regel lautet[1]):

> Merkmale mit einfach verursachter, ausgesprochen autonomer (auf Selbstdifferenzierung beruhender) Entwickelung weisen klare Spaltungsverhältnisse auf;
>
> Merkmale mit komplex-verursachter, durch Korrelation gebundener Entwickelung zeigen, wenn zwei Varianten durch Amphimixis zusammengeführt werden, größere oder kleinere Abweichungen vom Mendelschen Schema, u. a. unregelmäßige Dominanz, ungewöhnliche — namentlich durch unreine Spaltung bedingte — Zahlenverhältnisse, Kreuzungsvariabilität, stärkere Wirkung der künstlichen Selektion, und, im Fall es sich um eigentliche Anomalien mehr pathologischer Art handelt, fakultative Gleichzeitigkeit oder Alternanz mit anderen Anomalien.

Hier können nur einige Beispiele gegeben werden.

Bei Rassenverschiedenheiten, die im wesentlichen auf Unterschieden im Chemismus des ganzen Körpers oder der meisten Körperzellen (z. B. aller Abkömmlinge eines Keimblattes) beruhen und bei welchen wachstums- und zellteilungsgeschichtliche, sowie histogenetische Verhältnisse keine Rolle spielen, treten vielfach die Spaltungserscheinungen in besonders reiner Form hervor. So zeigen die Hauptfarben der Säuger und Vögel und ihre verdünnten (diluten) Parallelen, wie „Blau", Hellbraun u. a., ein hohes Maß von erblicher Konstanz und gegenseitiger erblicher Unabhängigkeit, und das gleiche gilt für den vollkommenen Pigmentmangel (Albinismus), der im ganzen wohl ebenfalls als eine einfach verursachte Erscheinung angesehen werden darf.

Ausnahmen bilden die gelbe Haarfarbe der Mäuse und die mit farbigem Haarkleid verbundene Rotäugigkeit. Ersterer liegt, worauf die Korrelation mit Fettsucht und Sterilität hinweist, ein komplizierterer Chemismus zugrunde, letztere muß darauf beruhen, daß zwischen der Differenzierung der Retina-Elemente und der einige Tage später erfolgenden Haarentwickelung ein Wechsel in den Bedingungen der Pigmentbildung stattfindet, so daß ebenfalls ein weniger einfaches Verhältnis vorliegt. Beide Merkmale zeigen denn auch Unregelmäßigkeiten in den Zahlenverhältnissen, die man im ersteren Fall durch besondere Annahmen (S. 270) zu erklären versucht hat.

Das Wildgrau beruht auf einer zonenweisen Anordnung der Pigmentkörner innerhalb der einzelnen Haare, also auf ausgesprochen rhythmischen und schon deshalb verhältnismäßig einfachen Wachstums- und Differenzierungsprozessen, die sich an morphologisch gut

[1]) Ich gebe hier eine von der früheren Fassung (1917, 1918) etwas abweichende Formulierung (1920).

abgegrenzten Organanlagen abspielen und daher einen hohen Grad von Autonomie aufweisen müssen. Im allgemeinen folgt das Wildgrau sehr genau der Spaltungsregel.

Die eigentliche Zeichnung der Wirbeltiere hängt, wie wir sahen (Kap. 28), mit der Wachstumsordnung des Integuments zusammen. Sie wird also, was die örtlichen Verhältnisse, das „Muster", anbelangt, als einfach- oder komplex-verursacht sein, je nachdem die Wachstumsordnung verhältnismäßig einfach, etwa streng rhythmisch, oder komplizierterer Natur ist, und ferner, je nachdem ein autonomer Vorgang der Epidermis vorliegt, oder in stärkerem Maße die mesenchymatischen Gewebe beteiligt sind. Speziell der primären Längsstreifung liegen beim Axolotl (s. S. 299) längsgerichtete Reihen von Embryonalzellen als Leit- oder Hauptwachstumslinien zugrunde, die in sehr frühen Phasen der Entwickelung auf Grund eines ausgesprochen autonom-epidermalen Wachstums- und Differenzierungsprozesses angelegt werden. Auch bei anderen Wirbeltieren dürften einfach-rhythmische, autonom-epidermale Wachstumsvorgänge anzunehmen sein, wie aus der vielfach streng geometrischen Anordnung der dunkelen Längslinien, aus ihrer weitgehenden Unabhängigkeit vom Körperrelief und von den hervorragenden Skelettpunkten und ebenso aus der beim Wildschweinfrischling vorkommenden nachträglichen Längsspaltung[1]) entnommen werden kann. Dementsprechend wurden bei Schweinen und Hühnern regelmäßige Spaltungsvorgänge beobachtet.

Während die auf uralten, streng lokalisierten, autonomen Wachstumsvorgängen der Epidermis beruhende primäre Längsstreifung gewöhnlich sehr konstant ist, zeigt die metameroide Scheckung der Säuger individuell verschiedene Verhältnisse, weil bei ihr offenbar, wie schon die Lage der Pigmentbildungs- oder, wie sie auch genannt werden, Pigmentrückzugszentren in der Nähe hochdifferenzierter Organe (Auge, Ohr, Schulterblatt, Kreuzbein (S. 222, Fig. 99) erkennen läßt, nicht autonom-epidermale, sondern kompliziertere Wachstumsvorgänge im Spiele sind. Ähnliches gilt für die wohl als Anfangsstufe der Scheckzeichnung zu betrachtenden weißen Abzeichen an Kopf, Brust, Extremitäten und Schwanzspitze, bei denen überdies korrelative Beziehungen zu bestimmten Farben oder auch zur linken Körperhälfte in Betracht kommen, wie z. B. fuchsfarbige Pferde auf der linken Seite mehr und größere Abzeichen auszubilden pflegen. Diesen komplexen Ursachen entsprechend findet man in beiden Fällen eine hochgradige Kreuzungsvariabilität schon in F_1, sowie häufig unklare Zahlenverhältnisse und die Möglichkeit selektiver Einwirkung. Zur Erklärung

---

[1]) Beim vier Monate alten Frischling wird jede Längslinie nachträglich durch einen lichten Mittelstreif gespalten (Hickl, Anat. Anz., Bd. 64, 1913). Vgl. Phän., S. 185.

wird bezüglich der Scheckung in der Regel die Polymeriehypothese herangezogen, während die Unregelmäßigkeiten in der Vererbung der Abzeichen wohl als Folge einer durch Kreuzung hervorgerufenen Erschütterung der Plasmakonstitution zum Vorschein kommen[1]).

Die Zeichnung der Vogelfedern beruht auf der Wachstumsordnung eines in hohem Maße autonomen Epidermisgebildes, des Federkeimes. Diese Wachstumsordnung kann alle Übergänge von einem einfach-periodischen Rhythmus (gesperberte Hühner) zu sehr komplizierten Typen (Fasanen) zeigen. Doch kann sie auch von der Wachstumsordnung größerer Hautabschnitte abhängig sein, so daß z. B. an der Grenze zwischen Rücken- und Bauchfläche Mischtypen der Federnzeichnung („Sektorialchimären") auftreten können[2]).

Den verschiedenen Abstufungen der Komplexität entsprechen Erblichkeitsverhältnisse von größerer oder geringerer Regelmäßigkeit. Die einfachen Schaftflecke auf den Federn der Kämpfer und die Sperberzeichnung der Plymouth Rocks zeigen, letztere allerdings in geschlechtsbedingter Weise, regelmäßige Spaltungs- und Zahlenverhältnisse. Dagegen weist der auf Unregelmäßigkeiten der Wachstumsordnung beruhende partielle Albinismus der Einzelfedern bei den Tauben, ähnlich wie die Mosaikscheckung der Säuger, sehr unregelmäßige Erblichkeitsverhältnisse auf. Auch die komplizierte Federnzeichnung der Fasanen zeigt keine regelmäßigen Mendelschen Vererbungsformen.

Durch die Wachstumsordnung der Haut sind noch andere Rassenmerkmale in ihren örtlichen und Anordnungsverhältnissen bestimmt. So sind die gewöhnlichen Kammformen der Hühner besonders der „einfache Kamm" und der aus drei Tuberkelreihen bestehende Erbsenkamm (S. 228, Fig. 101, A und B) nach Umfang und allgemeinem Bau zweifellos durch die nämliche primäre, sehr früh fixierte Wachstumsordnung der Epidermis bedingt, wie die Reihenstellung der „Leithaare" und Federn und die primäre Längsstreifung. Im übrigen sind sie Hautwucherungen von verhältnismäßig einfacher Organisation und Entwickelung und dementsprechend liefern sie bei der Kreuzung ziemlich reine Zahlenverhältnisse. Der wesentlich komplexer gebaute Rosenkamm (C) und der in stärkerem Maße korrelativ gebundene V-förmige Kamm der Polen und Houdans zeigen dagegen eine beträchtliche Eigen- und Kreuzungsvariabilität und unregelmäßige Dominanz- und Spaltungsverhältnisse.

Von Interesse ist es, damit das Verhalten eines benachbarten Organs, der Nasenlöcher, zu verfolgen, die bei den Polen und Houdans eine auf mangelhafter Knochenbildung beruhende „sehr hohe Form" besitzen. Auf den ersten Anblick könnte man daran denken, daß hier

---

[1]) Zur Frage der Abzeichen vgl. Walther 1912, s. Kap. 22/23, S. 234; Haecker u. Kuttner, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 14, 1915, S. 67 und Phän., S. 147.

[2]) Phän., Kap. 19, S. 224 ff., sowie Kruimel 1916.

eine Entwickelungshemmung einfachster Art vorliege, jedenfalls ein einfacherer Entwickelungsmechanismus, als bei den Kämmen. In Wirklichkeit ist das Verhältnis umgekehrt: denn die Form der Nasenlöcher ist, was schon Darwin bekannt war, durch Entwickelungsstörungen eines ausgedehnten Komplexes von Skelett- und anderen Mesenchymbildungen bedingt und damit dürften auch die unregelmäßigen Erblichkeitsverhältnisse im Zusammenhang stehen, auf welche Davenport gestoßen ist[1]).

Schon bei der Zeichnung der Feder tritt der Einfluß der Wachstumsordnung der Haut als solcher gegenüber der eigenen, inneren Wachstumsordnung des Kleinorgans selber zurück. In der Tat verhalten sich die Federn und ebenso die Haare bei ihrer von lokalisierten „Anlagen" oder Urzellengruppen ausgehenden Entwickelung und bei der Entfaltung bestimmter Formverhältnisse in hohem Maße als autonome Organe, und demgemäß finden wir, daß z. B. der Angorismus der Kaninchen, ferner die gekräuselte Haarform des Menschen und die gekrümmte Federform des Strupphuhns — welche beide auf einem abnorm gerichteten Wachstum des epidermalen Keims beruhen —, die zerschlissene Federnform des Seidenhuhns im ganzen Mendelsche, zum Teil sogar besonders klare Erblichkeitsverhältnisse aufweisen[2]). Wir werden analoges in der menschlichen Pathologie finden, wo das nämliche für viele Anomalien gilt, die von zirkumskripten, autonom sich entwickelnden Partien der Außenhaut und anderer epithelialer Formationen ausgehen.

Den Merkmalen autonom-epithelialen Ursprungs stehen als Ganzes genommen die vorwiegend mesenchymatischen, das Wachstum und die Form des Organismus und seiner Hauptorgane wesentlich mitbestimmenden Bildungen gegenüber. So beruhen die quantitativ-morphologischen Merkmale, wie vor allem Körper- und Organgröße, im allgemeinen auf komplexen Ursachen, vor allem spielt bei den Wachstumsvorgängen der Wirbeltiere und ihrer Hauptkörperteile das endokrine System mit all den verwickelten Beziehungen, die zwischen seinen einzelnen Teilen bestehen, eine regulierende Rolle, wie dies besonders bei Kaulquappen und beim Axolotl experimentell nachgewiesen wurde[3]). Hand in Hand damit gehen verwickelte und unübersichtliche Erblichkeitsverhältnisse, die nur bei Kreuzung extremer Formen klareren Spaltungsbildern weichen können[4]), haupt-

[1]) 1906 u. 1909 (s. Kap. *22/23*, S. 233), sowie Phän., S. 249.

[2]) Phän., Kap. 5, S. 57.

[3]) J. F. Gudernatsch, Verh. An. Ges., Bd. 26, 1912; Amer. Journ. Anat., Vol. 15, 1914; L. Adler, Arch. Entw.-Mech., Bd. 39 u. 40, 1914; Bd. 43, 1917; Pflüg. Arch. Bd. 164, 1916; E. Abderhalden, ebenda, Bd. 162, 1915; C. Hart, Berl. klin. Wochenschr 1917, Nr. 45; 1918, Nr. 26.

[4]) Haecker 1919, S. 145. Bezüglich der Zusammenhänge zwischen Größe und Chromosomenzahl s. S. 294.

sächlich wohl dann, wenn die Größenunterschiede durch Abänderung eines einzelnen, ganz bestimmten Entwickelungsmittels bedingt sind. Beispiele hierfür, sowie für die allgemeinen Formverhältnisse, für welche ganz ähnliches gilt, werden wir beim Menschen finden.

Zum Schluß sei nochmals auf die Gruppe der ausgesprochen physiologisch-chemischen Zelleigenschaften hingewiesen, für welche bereits die als Melanismus, Erythrismus, Flavismus usw. bezeichneten Farbenqualitäten der Säuger und Vögel als Beispiel angeführt wurden. Auch manche Stoffwechselanomalien des Menschen sind, wie gleich hier erwähnt sein soll, hierher zu rechnen, sofern sie auf ganz bestimmten fermentativen Insuffizienzen sämtlicher Zellen beruhen (Alkaptonurie, Cystinurie)[1]), und ebenso fallen in diese Kategorie vermutlich gewisse allgemein-physiologische Eigenschaften der Pflanzen, z. B. die Winter- oder Kältefestigkeit, soweit diese nicht vorzugsweise durch morphogenetische Verhältnisse, z. B. das harmonische Zusammenwirken der Faktoren für Holz- und Rindenwachstum und die dadurch bedingte Unzerreißbarkeit der Rinde[2]), sondern durch die Ausbildung chemischer Schutzmittel (Zuckergehalt der Gewebe u. a.) bedingt ist.

Auch bei solchen allgemein-physiologisch-chemischen Eigenschaften lassen sich vielfach sehr strenge Spaltungserscheinungen beobachten, wie dies z. B. für die tierischen Farbenvarianten und die genannten Stoffwechselanomalien des Menschen bekannt ist. Vielleicht beruhen gewisse Widersprüche, die hinsichtlich der Erblichkeitsverhältnisse der Kältefestigkeit bestehen, auf den vorhin angedeuteten ätiologischen Unterschieden.

Alles in allem wäre also zum ersten Satz der Vererbungsregel hinzuzufügen: Insbesondere kommen in Betracht: 1. physiologisch-chemische Eigenschaften, welche alle Körperzellen oder einen größeren Teil betreffen (Farbenqualitäten); 2. morphologische Varianten, die durch Wachstumsabänderungen örtlich begrenzter Urzellengruppen bedingt sind (Haare und Federn), und 3. extreme Ausbildungsstufen quantitativer Merkmale, die vorwiegend durch ein einzelnes Entwickelungsmittel bedingt sind (Wuchsformen).

Wir können nun fragen, welcher Art überhaupt die in der entwickelungsgeschichtlichen Vererbungsregel zum Ausdruck gebrachten Zusammenhänge zwischen Zahl, Komplexität und Selbständigkeitsgrad der entwickelungsgeschichtlichen Ursachen einerseits und den Spaltungserscheinungen andererseits sind, weshalb also speziell komplex-verursachte Eigenschaften eine unregelmäßige Vererbung zeigen. Von den schon früher (Kap. 26) aufgezählten

---

[1]) Phän., S. 306, sowie E. Ebstein, Münch. med. Wochenschr. 1918, Nr. 14, S. 360

[2]) Heribert-Nilsson 1918 (S. 200), S. 83 ff.

Möglichkeiten, Abweichungen vom Mendelschen Schema zu erklären, kommen hier hauptsächlich zwei in Betracht, die Polymeriehypothese und die Annahme einer unreinen Spaltung. Allgemeine physiologische Gründe sprechen, wie wir sahen, für die Wahrscheinlichkeit unreiner Spaltungen und mehrere Versuchsergebnisse lassen sich schwer anders erklären.

Ist nun diese Annahme wirklich begründet, so ist ohne weiteres klar, daß bei einer Eigenschaft eine unreine Spaltung um so eher vorkommen wird, je zahlreicher die Qualitäten oder „Seiten" des Keimplasmas sind, die bei der Entwickelung jener Eigenschaften in Betracht kommen. Denn dann besteht ja eine größere Wahrscheinlichkeit, daß sich wenigstens das eine oder andere Qualitätenpaar vor dem Spaltungsprozeß wechselseitig beeinflußt. Das bedeutet aber: Eine Eigenschaft wird um so eher der unreinen Spaltung unterliegen, je komplexer ihre entwickelungsgeschichtlichen Ursachen sind.

Daß dies so sein muß, läßt sich auch zellphysiologisch verstehen. Von mehreren Forschern wird die zur unreinen Spaltung führende gegenseitige „Infektion" der Vererbungssubstanzen, der „Faktorenaustausch", in die Prophasen der ersten Reifungsteilung, speziell in die Synapsis- oder auch in die diakinetische Phase (S. 98) verlegt. Berücksichtigt man aber, daß nach allgemeiner Ansicht die Kernsubstanzen hauptsächlich im sog. „Ruhezustand" des Kernes stoffwechsel-physiologisch aktiv sind, so wird man sich fragen dürfen, ob nicht für den postulierten Stoff- oder Energieaustausch günstigere Bedingungen in früheren Perioden der Keimzellenentwickelung vorliegen und ob nicht speziell der gonomere Zustand der Embryonalkerne (S. 73) diejenige Kernphase darstellt, in welcher die Halbkerne nicht bloß auf das Zytoplasma, sondern auch aufeinander selbst einen Einfluß ausüben können[1]). Wie kann man sich nun eine solche Wirkung vorstellen? Chemisch betrachtet sind die Kernsubstanzen als Kolloide anzusehen, d. h. als Substanzen, die bei Behandlung mit Lösungsmitteln stets nur in verhältnismäßig große Partikelchen zerfallen und daher durch tierische Membranen und Pergamentpapier nicht diffundieren. Ihre Wirkung auf die Zellsubstanz kann man sich, abgesehen von etwaigen elektro-chemischen Beeinflussungen, am besten nach dem Vorgang von Haberlandt, Driesch u. a. als eine fermentative vorstellen, und ebenso ist wohl anzunehmen, daß die beiden nebeneinander liegenden elterlichen Kernsubstanzen sich gegeneinander nicht vollkommen neutral verhalten, sondern sich ebenfalls durch Fermente beeinflussen können.

Nun werden aber offenbar bei Kreuzung zweier Klassen, deren Unterschiede sich auf einfach-verursachte Merkmale beziehen, die elterlichen Kernsubstanzen nur in einem oder einigen wenigen Punkten

---

[1]) Vgl. den bei Cyclops beobachteten physiologisch-differenten Zustand der Gonomeren (S. 72, Fig. 46, D, H).

verschieden sein, da solche Merkmale im allgemeinen ja durch eine einzige Erbeinheit materieller oder energetischer Art bedingt sind. Abgesehen von den speziellen rassetrennenden (antagonistischen) Faktoren werden also die beiden elterlichen Kernsubstanzen gleiche Beschaffenheit haben, also auch gleiche fermentative Wirkungen auf die Nachbarschaft und speziell aufeinander ausüben. Es wird also natürlich während des Nebeneinanderliegens der Gonomeren keine gegenseitige Beeinflussung des Anlagenbestandes stattfinden, denn ein Gonomer kann nicht durch ein Ferment abgeändert werden, das dem von ihm selbst produzierten gleich ist. Es folgt, daß bei der Gametenbildung des Bastardes die elterlichen Eigenschaftskomplexe in reiner Form voneinander gespalten werden können.

Im Gegensatz dazu werden in einem Bastard, dessen Eltern sich in bezug auf komplex-verursachte, korrelativ gebundene Merkmale voneinander unterscheiden, die beiden elterlichen Keimplasmen in vielen Qualitäten verschieden sein. Es wird also vielfach auch die Fermentwirkung der beiden Halbkerne nicht mehr die nämliche sein und sie werden daher aufeinander umgestaltend und umstimmend, ab- und aufbauend wirken und eine gegenseitige Abänderung der Anlagenkomplexe herbeiführen können. Damit ist aber die Voraussetzung für eine unreine Spaltung gegeben.

Einfache Verursachung — Ubiquität — reine Spaltung. Der Frage nach den tiefer gelegenen Ursachen für den Zusammenhang zwischen Entwickelung und Vererbungsmodus können wir noch von einer anderen Seite her näher treten. Eine der ersten theoretischen Gegenüberstellungen, zu denen man nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln gelangte[1]), war die Anschauung, daß es hauptsächlich Rassenmerkmale sind, welche die Spaltungserscheinungen zeigen, während Artmerkmale anderen Vererbungsweisen — man dachte dabei zunächst hauptsächlich an die Bildung konstanter Bastarde — folgen. Doch hat sich inzwischen herausgestellt (Kap. 23), daß zahlreiche ausgesprochene Artcharaktere den Spaltungsregeln folgen, und daß sie sogar zum Teil durch eine auffallend geringe Anzahl von Erbfaktoren verursacht sind. Immerhin besteht auch jetzt noch im ganzen der Satz zu Recht, daß es vorzugsweise ausgeprägte Rassenmerkmale sind, welche klare Mendelsche Verhältnisse zeigen, und es ist also jetzt zu untersuchen, ob sich dieser Satz mit dem Inhalt der entwickelungsgeschichtlichen Vererbungsregel deckt, wonach einfach-verursachte Merkmale klare Spaltungen aufweisen, ob und inwieweit also der Kreis der Rassenmerkmale mit dem der einfach-verursachten zusammenfällt.

[1]) H. de Vries, Anwend. d. Mutationsl. auf d. Bastardierungsgesetze. Ber. D. bot. Ges. 1903.

Wir wollen uns zunächst fragen, was ist im allgemeinen der Unterschied zwischen Rassen- und Artcharakteren und gibt es vielleicht Kriterien, die auf entwickelungsgeschichtlichem Gebiete liegen, und dem Begriffspaar einfache und komplexe Verursachung nahestehen?

Eine scharfe Abgrenzung zwischen Rassen- und Artcharakteren ist offenbar schon deshalb nicht möglich, weil in vielen Fällen dasselbe Merkmal bei der einen Spezies als Aberration oder erbliche Variante auftritt, bei der anderen zu einem konstanten Artkennzeichen geworden ist, wie dies z. B. für den weißen Halsring bei Vögeln gilt (S. 285). Es scheint mir aber, daß ein besonders wichtiges Kennzeichen eines großen Teiles der Rassenmerkmale in ihrer Ubiquität, d. h. ihrer universellen oder generellen Verbreitung, liegt. Fast alle Variationen, welche uns bei domestizierten Tieren und Kulturpflanzen als erbliche Rassenmerkmale entgegentreten, sind offenbar als virtuelle Potenzen in sämtlichen Arten der betreffenden Familie, Ordnung oder Klasse vorhanden, sie gehören zum immanenten Potenzschatz aller dieser Arten, und ihre Anlagen können unter besonderen, die Lebensfähigkeit im allgemeinen nicht berührenden Bedingungen bei jeder von ihnen als erbliche Eigenschaft zur Entfaltung gelangen (Phän., S. 318). Beispiele, die in schlagender Weise die Ubiquität der Rassenmerkmale und ihr Korrelat, die im allgemeinen gleichgerichtete Pluripotenz der Arten einer bestimmten systematischen Kategorie, erkennen lassen, bilden der reine Albinismus der Tiere — ein in nahezu vollem Sinne des Wortes ubiquitäres Merkmal —, ferner der Melanismus, der hinsichtlich der Verbreitung dem Albinismus wohl am nächsten kommt, und, um ein klassenweises Vorkommen zu nennen, der Angorismus der Säuger. Auf botanischem Gebiete seien die Variationen des Wuchses (Pyramiden-, Hänge-, Zwerg-, Schlangenform) und der Nadelfarbe (blau, silberfarben) erwähnt, die bei unseren Waldkoniferen (Fichte, Kiefer, Föhre) in gleicher Weise vorkommen [1]).

Neben der Ubiquität ist für die Mehrzahl dieser Merkmale charakteristisch, daß sie als Mutationen entstehen, daß sie ein geringes Maß von korrelativer Bindung aufweisen, und endlich, daß sie für die Lebensfähigkeit der betreffenden Individuen und Rassen entweder keine Bedeutung oder einen mehr oder weniger schwächenden, degenerativen Charakter aufweisen. Albinismus, Melanismus und Angorismus stellen auch in dieser Hinsicht gute Beispiele dar.

Was nun die entwickelungsgeschichtliche Natur dieser **ubiquitären** Merkmale anbelangt, so ist aus der Tatsache, daß sie im Rahmen sehr verschiedener Artbilder zur Entfaltung kommen können, nicht nur der Schluß zu ziehen, daß die ihnen zugrunde liegenden Qualitäten des Keimplasmas, bildlich gesprochen, seinem spezifischen „Kern", dem eigentlichen Artplasma, mehr oberflächlich und locker angegliedert sind, sondern auch die weitere Folgerung, daß die Ent-

[1]) E. Zederbauer, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, M.-N. Kl., 116, 1907.

faltung dieser Merkmale während der Ontogenese sich verhältnismäßig unabhängig von dem Entwickelungsmechanismus der generellen und spezifischen Merkmale abspielt und daß ihre Entwickelung also relativ einfach oder wenigstens in hohem Maße autonom sein muß.

Tatsächlich läßt sich schon jetzt durch phänogenetische Untersuchungen für einen großen Teil dieser Merkmale die relativ einfache Verursachung und autonome Entwickelung nachweisen, ja, es scheinen sich die entwickelungsgeschichtlichen Ergebnisse allmählich zu dem Satz zu verdichten, daß, je höher der Grad der Ubiquität eines Merkmals ist, d. h. je weitere systematische Grenzen seiner Verbreitung gesteckt sind, um so einfacher und autonomer seine Entwickelung ist. Man denke einerseits an den im Tierreich nahezu universell verbreiteten totalen Albinismus, der als relativ einfach verursacht und in der Regel auch als nahezu autonom zu bezeichnen ist, andererseits an die ihm näherstehenden, eine beschränktere Verbreitung aufweisenden Formen des Albinoidismus und partiellen Albinismus, die, wenn auch ihre Ursachengeschichte erst zu einem kleinen Teile klargelegt ist, im wesentlichen auf Unregelmäßigkeiten des Hautwachstums und der Hautdifferenzierung beruhen und daher eine weniger einfache Entwickelung als der echte Albinismus zeigen.

Soweit sich nun das Gebiet der ubiquitären Rassenmerkmale mit dem der einfach-verursachten deckt, würde sich ohne weiteres ergeben, daß Rassenmerkmale reine Spaltungsvorgänge zeigen, da dieses ja nach unserer Regel für die einfach-verursachten gilt. Aber auch schon aus dem Begriff der Ubiquität selber ist die reine Spaltung abzuleiten. Es ist oben gesagt worden, daß die den ubiquitären Merkmalen zugrunde liegenden Erbeinheiten mehr oberflächlich dem „Kern“ des Keimplasmas angegliedert sein müssen. Im Bastard liegen daher die beiden elterlichen Keimplasmen ihrer Hauptsache nach wie zwei genotypisch gleichwertige Erbmassen nebeneinander, und es wird daher auch der uralte Spaltungsmechanismus, durch den die Anlagen voneinander getrennt werden, ohne Störung sich vollziehen können, d. h. es wird eine reine Spaltung erfolgen.

So ergibt sich also zwischen ubiquitär-rassenmäßiger Verbreitung, einfacher Verursachung und reiner Spaltung ein mehrfacher Zusammenhang, eine Vorstellung, die auch in manchen anderen Darstellungen durchklingt, so wenn z. B. der Kliniker Felix Kraus den Satz aufstellt: „Der Mendelismus trifft mehr oberflächliche Differenzen der Biotypen.“

Das extreme Gegenstück zu den ubiquitären Merkmalen bilden solche Eigenschaften, welche ihrer ganzen Natur nach keine allgemeine Verbreitung, sondern als **spezifisch-spezialisierte** Merkmale, als Weiterbildungen besonderer Form- und Organisationsverhältnisse erscheinen, aus denen sie im ganzen wohl nicht durch Mutation, sondern, wie es wenigstens in vielen Fällen wahrscheinlich gemacht werden kann, auf Grund einer mehr kontinuierlichen stammesgeschichtlichen Ent-

wickelung in engen korrelativen Beziehungen und in harmonischem Einklang mit anderen Eigenschaften entstanden sind. Ferner gilt für diese Klasse von Eigenschaften, daß sie den Charakter von nützlichen, durch Selektion gesichteten und isolierten Anpassungsmerkmalen haben und daß sie also in einer engen Beziehung zur Lebenslage und Lebensfähigkeit der betreffenden Form stehen, z. B. als Art- und Geschlechtserkennungszeichen oder als Kampf- und Schutzeinrichtungen. Entwickelungsgeschichtlich betrachtet handelt es sich in der Regel wohl um komplex-verursachte Merkmale. Ich nenne hier als Beispiele nur solche Eigenschaften, über deren Erblichkeitsverhältnisse wenigstens einiges bekannnt ist: die spezifische Kopf- und Körperform von Pferd und Esel, die Querstreifung der Zebras, die Schmuckfärbung und Schwanzzeichnung der Fasanen, die Zeichnung der Zahnkarpfenbastarde, das Federkleid und der Leierschwanz des Birkhahns.

Hier handelt es sich um ausgesprochene Artmerkmale, deren Anlagen dem Keimplasma fest eingefügt, dauernd „inseriert“ (Roux) sind, und soweit eine relative Fruchtbarkeit der Bastarde einen Einblick in die Erblichkeitsverhältnisse gestattet, treten bei ihnen verwickelte und unübersichtliche Vererbungserscheinungen auf, jedenfalls aber solche, die nicht ohne weiteres als Mendelsche Spaltungen aufgefaßt werden können, wie hier nicht im einzelnen ausgeführt werden kann [1]).

Zwischen diesen beiden extremen Gruppen, den ubiquitären und den spezifisch-spezialisierten Merkmalen, steht nun die große Masse von Eigenschaften, die in allen genannten Punkten (Verbreitung, Entstehung, Grad der Abänderung, Korrelationen, biologischer Wert, entwickelungsgeschichtliche Ursachen) ein wechselndes Verhalten zeigen. Es handelt sich vorzugsweise um Größen-, Form- und Zeichnungsvarianten, welche ebensogut als Rassenkennzeichen wie als fixierte Artmerkmale auftreten und im letzteren Fall auch, wie die spezifisch-spezialisierten Merkmale, den Wert von Anpassungen bzw. konstanten Art- und Geschlechtserkennungszeichen haben können. So sind z. B. die drei kleinen, in Deutschland nebeneinander vorkommenden Regenpfeiferarten (Charadrius alexandrinus L., hiaticula L., dubius Scop.) durch eine große Anzahl von kleinen Merkmalen konstant verschieden, von denen jedenfalls sehr viele bei anderen Vögeln nur den Wert von gelegentlichen oder lokal fixierten Rassenvarianten haben. Es sind dies kleine Unterschiede in Größe, Gestalt, Schnabelform, Schnabelfarbe, Farbe des Oberkopfes, Ausdehnung der schwarzen Abzeichen an Kopf und Hals, Reinheit des Weiß an der Unterseite, Zeichnung der äußeren Schwanzfedern, Farbe von Auge, Augenlid und Beinen, Farbe und Form der Eier, Dunenkleid u. a.

Zu dieser mittleren Gruppe gehören auch die von Heribert-Nilsson besprochenen „großen habituellen Differenzen“, die im

[1]) Vgl. 1920, S. 160.

allgemeinen als Artmerkmale, aber auch, wenigstens bei Tieren — man denke an die Hunderassen — als Rassenkennzeichen auftreten.

Diese Merkmale, welche ich im Gegensatz zu den ubiquitären und spezifisch-spezialisierten als **speziesbildende** (Darwinsche) bezeichnen will, zeigen nun auch in bezug auf die Erblichkeitsverhältnisse ein von Fall zu Fall wechselndes Verhalten, und zwar sowohl wenn sie als Rassen- als wenn sie als Artmerkmale auftreten. Speziell gilt dies für Größen- und Habitusunterschiede, die als Rassenmerkmale besonders dann sehr deutlich eine Mendelsche Spaltung zeigen können, wenn extreme Eigenschaftsgrade sich miteinander verbinden, während mittlere Abstufungen allerlei Unregelmäßigkeiten aufzuweisen pflegen[1]). Soweit es sich um Artunterschiede handelt, treten, wie besonders Baur bei Antirrhinum und Wichler bei Dianthus gezeigt haben, in F_2 außerordentlich mannigfaltige Verhältnisse auf, die von den genannten Forschern mehr oder weniger bestimmt auf die Wirkung einer sehr großen Anzahl von mendelnden Faktoren zurückgeführt werden. Andererseits ist Heribert-Nilsson bei seinen Weidenbastarden zu dem Ergebnis gekommen, daß die habituellen Artunterschiede durch eine unerwartet geringe Zahl von mendelnden, allerdings stark diffus und pleiotrop (d. h. nach verschiedenen Richtungen hin) wirkenden Faktoren verursacht sein müssen.

Für Tiere liegen bezüglich des erblichen Verhaltens der Habitusunterschiede bei Rassen- und Artkreuzungen weniger bestimmte Angaben vor. Speziell die Geflügelzüchter[2]) stehen auch heute noch auf dem alten Darwinschen Standpunkt, daß bei Hühnerrassen Form und Habitus auf Grund der kontinuierlichen Variabilität jederzeit je nach der Mode und dem Belieben des Züchters weiter- und zurückgebildet werden können, ohne daß ein regelmäßiges Herausspalten der stammelterlichen Merkmale zu erwarten ist.

Zu den speziesbildenden Merkmalen dürfen auch die verschiedenen Typen der Scheckzeichnung oder des partiellen Albinismus gerechnet werden, da sie ja nicht bloß als Rassen-, sondern auch als Artmerkmale auftreten können. Es sei in letzterer Hinsicht an den Akromelanismus des nordamerikanischen Schwarzfußiltis, an die weißen „Stiefel" bei indischen Wildrindern, die Gürtelzeichnung des malaiischen Tapirs, sowie an die veränderliche Scheckzeichnung des Lemur varius erinnert. Bei Säugern ist im Fall von Rassenkreuzungen das erbliche Verhalten bekanntlich sehr wechselnd und richtet sich zum Teil nach dem Grade des partiellen Albinismus[3]). Für die Vögel ist auffallenderweise noch wenig sicheres bekannt.

---

[1]) 1919.

[2]) Vgl. mein Referat über die Trübenbachschen Schriften in Zeitschr. ind. Abst., Bd. 20, S. 160, 1919.

[3]) 1919, S. 149.

Es wurde hier, um nicht zu weitläufig zu werden, nur von der Erblichkeit der speziesbildenden Merkmale gesprochen. Bezüglich ihrer übrigen Kennzeichen sei auf die folgende Tabelle verwiesen.

	I. Ubiquitäre Rassenmerkmale (Beispiel: tot. Albinismus)	II. Speziesbildende Merkmale (Beispiel: die einzelnen Typen des part. Albinismus)	III. Spezifisch-spezialisierte Merkmale (Beispiel: Schmuckfarbe und kompliziert. Federzeichnung)
1. Verbreitung	Als virtuelle Potenz in sämtlichen Arten einer größeren systematisch. Gruppe vorhanden.	Verbreitung im allgemeinen auf kleinere systematische Gruppen (Familien, Gattungen) beschränkt.	Verbreitung artlich begrenzt.
2. Entstehung	Durch Mutation.	Durch Mutation oder ? kontinuierliche Abänderung.	? Durch kontinuierliche Abänderung
3. Biologische Bedeutung	Ohne Bedeutung oder degenerativ.	Zum Teil adaptativ.	Adaptativ.
4. Korrelative Beziehungen	Keine oder geringe korrelative Bindung.	Vielfach stärkere Bindungen.	Stärkere, vielfach sekund. Korrelat. (sekund. Geschlechtscharaktere!).
5. Entwickelung	Einfach-verursacht.	Verschiedengradig kompl.-verursacht.	Wohl überwieg. komplex-verursacht.
6. Erblichkei	Reine Spaltung.	Von Fall zu Fall wechselndes Verhältnis.	Im allgemeinen kompliziertere, weniger übersichtl. Erblichkeitsverhältnisse.

Es ist ohne weiteres klar und auch aus der Tabelle zu entnehmen, daß zwischen der Gruppe II und III keine scharfe Grenze besteht. Auch die Gruppe I ist natürlich mit II durch Übergänge verbunden, aber im ganzen hebt sie sich doch aus der Gesamtheit der Merkmale als ein in allen sechs Richtungen gut charakterisierbarer und schärfer abgrenzbarer Block heraus. Man kann sich fragen, ob vielleicht eines der sechs Kennzeichen als ein primärer oder Grundcharakter aufzufassen ist, durch welche die übrigen mitbedingt sind. Dies könnte höchstens für die Kennzeichen der Ubiquität und der einfachen Verursachung in Betracht kommen, dagegen ist auf keine Fälle die einfache Spaltung, das „Mendeln", als ursprünglicher Grundcharakter anzusehen. Immerhin stellt sie das auffälligste Kennzeichen dar, und so können wir auch sagen, daß die ausgesprochen und unzweideutig mendelnden Merkmale innerhalb der Gesamtheit der Eigenschaften der Organismen einen engeren, sich stärker abhebenden Kreis von Merkmalen bilden, eine Vorstellung, in der sich seit de Vries

eine ganze Reihe von Forschern namentlich auf dem Gebiet der Konstitutionslehre zusammengefunden haben und welche neuerdings auch bei den Tierzüchtern Aufnahme zu finden scheint.

Zum Schluß sei erwähnt, daß auch das Dominanzproblem, d. h. die Frage: In welchen Fällen zeigt bei einem Bastard eines der beiden korrespondierenden Merkmale vollkommene Dominanz? entwickelungsgeschichtlicher Natur und phänogenetisch zu behandeln ist. Hier soll nur so viel gesagt werden, daß man reine Dominanz des einen korrespondierenden Merkmals, also den ausgeprägten Pisum-Typus, besonders bei Rassenkreuzungen findet, während bei Artkreuzungen vielfach typische Fälle einer intermediären oder variabeln (intermediär-oszillierenden) Beschaffenheit der F_1-Bastarde angetroffen werden. Man könnte daraus folgern, daß reine Dominanz und reine Mendelspaltung, wie sie ja ebenfalls gerade bei Rassenkreuzungen in besonders typischer Weise vorkommt, in einem direkten kausalen Verhältnis zueinander stehen. Indessen zeigt schon das Auftreten des Zea-Typus bei vielen Rassenkreuzungen, daß davon nicht die Rede sein kann. Vielmehr kommen offenbar Dominanz und reine Spaltung deshalb häufig zusammen vor, weil sie beide durch eine dritte, primäre Erscheinung bedingt sind oder wenigstens begünstigt werden, nämlich durch die einfach-verursachte Entwickelung, wie hier nicht näher ausgeführt werden kann[1]).

Literaturverzeichnis zu Kapitel 29.

Haecker, V., Über eine entwickelungsgeschichtliche Vererbungsregel. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 18, 1917.
—, Entwickelungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena 1918.
—, Über weitere Zusammenhänge auf dem Gebiete der Mendelforschung. Pflüg. Arch., Bd. 181, 1920.
—, Vererbungsgeschichtliche Einzelfragen IV. Über d. Vererb. extr. Eig. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 21, 1919.
Heribert-Nilsson 1918, s. oben S. 200.
Kruimel, J. H., Onderzoekinge van veeren bij hoenderachtige vogels. Bijdr. tot de dierk., Vol. 20, Amsterdam 1916.

[1]) Vgl. 1920, S. 165.

Dreißigstes Kapitel.

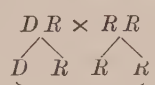
Normale Eigenschaften und leichte Anomalien beim Menschen.

Es ist hier der geeignete Ort, die Erblichkeitsverhältnisse des Menschen im Zusammenhang zu besprechen, da gerade auf diesem scheinbar besonders unübersichtlichen Gebiete erst die entwickelungsgeschichtliche bzw. phänogenetische Betrachtung auf manche Erscheinungen Licht zu werfen vermag. Aus naheliegenden Gründen kann beim Menschen nicht durch das Experiment, sondern nur auf indirektem, im wesentlichen statistischen Wege die Vererbungsweise einer Eigenschaft untersucht werden, und zwar nach folgendem Verfahren.

Die Möglichkeit, daß ein dominantes Merkmal vorliegt, besteht dann, wenn das Merkmal kontinuierlich in den aufeinanderfolgenden Generationen von den Vorfahren auf die Nachkommen übertragen und im allgemeinen nur durch die mit dem Merkmal behafteten Individuen von den Vorfahren auf einzelne Nachkommenlinien weitervererbt wird. Bei den Nachkommen eines nichtbehafteten Elternpaares könnte ein solches Merkmal nicht auftreten, es sei denn auf Grund einer Spontanvariation (Mutation) oder in den besonders zu besprechenden Fällen einer geschlechtsbegrenzten Vererbung.

Weitere Indizien sind noch folgende:

Ist in einer Einzelfamilie (Eltern + Kinder) der eine Elter von dem einen Großelter her beispielsweise mit einer Anomalie affiziert, und zeigt etwa die Hälfte der Kinder die gleiche Anomalie, so liegt der Verdacht vor, daß entsprechend dem Schema

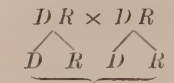


50 Proz. DR, 50 Proz. RR

die Anomalie ein dominantes Merkmal darstellt und daß der behaftete Elter und die Hälfte der Kinder heterozygot (anomal — gesund) sind.

Sind ferner beide Eltern je von einem Großelter her behaftet, und ist die größere Zahl der Kinder gleichfalls affiziert,

so liegt ebenfalls Grund zu der Annahme vor, daß die Eigenschaft nach dem Schema



25 Proz. DD, 50 Proz. DR, 25 Proz. RR

als dominantes Merkmal vererbt wird.

Im Falle ein Merkmal in seinem Auftreten an das männliche Geschlecht gebunden ist, wird die Wahrscheinlichkeit, daß es sich um eine dominierende Eigenschaft handelt, in dem Falle naheliegen, daß die männlichen Nachkommen der affizierten männlichen Familienglieder zur Hälfte den betreffenden Charakter aufweisen, zur Hälfte nicht.

Liegt ein größeres Material vor, so werden einerseits die $DR \times RR$-, andererseits die $DR \times DR$-Familien zusammengelegt und ermittelt, ob bei Addierung der Kinder die zu erwartenden Zahlenverhältnisse (1 : 1 bzw. 3 : 1) zum Vorschein kommen.

Viel schwieriger ist die Wahrscheinlichkeit zu erlangen, daß eine menschliche Eigenschaft als rezessives Merkmal weitervererbt wird. Ein erster Verdacht, daß ein bestimmtes Merkmal rezessiv ist, liegt dann vor, wenn es innerhalb einer Familie mehreremal zum Vorschein kommt, und zwar in der Weise, daß es auch bei den Kindern von nichtaffizierten Eltern auftritt. Die entscheidenden Kriterien für den rezessiven Charakter eines Merkmals sind folgende[1]): 1. Sind beide Eltern Träger des Merkmals, also RR-Individuen, so müssen nach der Formel $RR \times RR = RR + RR$ sämtliche Kinder das Merkmal zeigen. 2. Ist nur der eine der Eltern Träger, so werden nach den Formeln $RR \times DD = DR + DR$ und $RR \times DR = DR + RR$ in den verschiedenen Einzelfamilien entweder sämtliche Kinder frei sein oder die Hälfte der Kinder wird das Merkmal zeigen (je nachdem der nicht-behaftete Elter homozygot ist oder die Anlage des Merkmals latent mit sich führt). 3. Sind beide Eltern nicht-behaftet, so können die Kinder nach der Formel $DR \times DR = {}^1/_4\,DD + {}^2/_4\,DR + {}^1/_4\,RR$ nur in der Minderzahl behaftet sein.

Am häufigsten wird man es bei der Feststellung, ob ein Merkmal, z. B. eine seltene Anomalie rezessiv ist, mit $DR \times DR$-Familien zu tun haben, also mit Fällen, in denen die beiden Eltern das Merkmal latent führen und ein kleiner Teil der Kinder (erwartungsgemäß 25 Proz.) es manifestiert. Wenn man nun solche Familien zusammenlegt, so ergibt sich ein „Rezessiven-Überschuß", d. h. eine Zahl, die mehr als 25 Proz. beträgt. Auf die wahrscheinliche Fehlerquelle hat zuerst der Stuttgarter Arzt Weinberg[2]) hingewiesen. Beim Menschen wie

[1]) Vgl. C. B. Davenport, Sci., N. S., Vol. 22, 1905, sowie 1907 u. 1908, wo speziell auf menschliche Eigenschaften Bezug genommen wird (s. auch Weinberg 1909).

[2]) Vgl. Weinberg 1912, 1913; Lenz 1912a (s. Kap. 17, S. 169), sowie die Diskussion zwischen Weinberg und Lenz in Arch. Rass. Ges. Biol., 10, 1913, und G. Just, Arch. mikr. Anat., Festschr. f. O. Hertwig 1920, S. 604.

bei allen Formen mit niedriger Nachkommenzahl werden, da man sich bei Zusammenstellung der belasteten Familien an das Auftreten affizierter Kinder halten muß, alle diejenigen $DR \times DR$-Familien übersehen, in denen infolge der Kleinheit der Geschwisterschaft zufällig kein rezessives Kind vorkommt. Es werden infolgedessen alle diese Geschwisterschaften von dominanten DD- und DR-Kindern, die eigentlich mitgerechnet werden mußten, beiseite gelassen, d. h. es werden in der erhaltenen Summe die Rezessiven verhältnismäßig zu stark vertreten sein.

Um die wirklichen Zahlenverhältnisse zum Vorschein zu bringen, kann man nach Weinberg eine Korrektur der gefundenen nach zwei Methoden vornehmen. Von diesen sei hier nur die „Geschwistermethode" erwähnt: es wird für jede der ausgelesenen Familien berechnet: 1. wieviel Geschwister überhaupt (dominante + rezessive) jedes der rezessiven Kinder, und 2. wieviel rezessive Geschwister es besitzt. Sind z. B. in einer Geschwisterschaft 3 dominante und 2 rezessive Kinder vorhanden, so beträgt die erstere Zahl für beide rezessive Kinder zusammen $2 \times (5 - 1) = 8$, die zweite $2 \times 1 = 2$. Summiert man für sämtliche ausgelesenen Familien zuerst die ersten, sodann die zweiten Zahlen, so beträgt, wenn das Merkmal wirklich rezessiv ist, die erste Summe das Vierfache der zweiten, wie das dem Mendelschen Zahlenverhältnis dom.: rez. $= 3 : 1$ oder (dom. + rez.): rez. $= 4 : 1$ entspricht. Weinberg selbst hat diese Methode an Lundborgs Myoklonie-Fällen (s. Kap. 31) erläutert und Just hat beide Methoden bezüglich des Merkmals Weißäugigkeit bei der Fliege Drosophila geprüft, also an einem Merkmal, für welches schon durch Morgan die rezessive Natur bekannt geworden war.

Die speziellen Verhältnisse auf pathologischem Gebiet werden im nächsten Kapitel besprochen werden, hier sollen zunächst nur die normalen Eigenschaften und ganz leichte Anomalien, welche die Lebens- und Leistungsfähigkeit ihrer Träger in keiner Weise beeinflussen, behandelt werden.

Die morphologischen und physiologischen Merkmale des einzelnen gesunden Individuums und ebenso der „Familientypus" setzen sich zusammen aus erblichen Rassenmerkmalen, die in den verschiedensten Kombinationen auftreten können, und zweitens aus erblichen Merkmalen von begrenzter, mehr familiärer Verbreitung, die hauptsächlich aus kleinen, für das Leben bedeutungslosen Defekten bestehen. Welche bedeutsame Rolle gerade die ersteren in der Zusammensetzung auch des Familientypus spielen, springt hauptsächlich in die Augen, wenn man innerhalb Deutschlands aus den reiner germanischen niedersächsischen Gebieten oder aus Süddeutschland in die Gegend zwischen Saale und Elbe, wo sich bereits der slavische Einschlag bemerklich macht, übergeht und trotz aller individuellen Verschiedenheiten auf gewisse einheitliche Züge in einer großen Zahl der altansässigen Familien stößt.

Die Zahl der selbständigen Erbeinheiten, die bei der Zusammensetzung der menschlichen Rassen-, Familien- und Individualtypen beteiligt sind, läßt sich zurzeit auch nicht annähernd abschätzen. Daß aber, soweit speziell Schädel und Gesicht in Betracht kommt, die Zahl nicht sehr groß sein kann, lehrt die Beobachtung, daß doch ver-

hältnismäßig sehr oft zwischen Vater und Sohn oder Mutter und Tochter oder zwischen einzelnen Geschwistern eine außerordentliche Ähnlichkeit besteht[1]). Auch zeigt das Verhalten der eineiigen oder identischen Zwillinge (Kap. 25, S. 259), daß beim Menschen Modifikationen während der intra- und extrauterinen Entwickelung keine erhebliche Rolle zu spielen pflegen, so daß, alles in allem, eine auf breitester Basis beruhende Untersuchung der Erblichkeitsverhältnisse einzelner Merkmale auf keine allzu großen Schwierigkeiten stoßen würde.

Was zunächst die Hautfarbe anbelangt, so zeigen die Beobachtungen an Mulatten (Davenport) und an den Rehobother Bastards in Südwestafrika (E. Fischer), daß bei Mischlingen alle Zwischenstufen zwischen den elterlichen Merkmalen auftreten und daß, wenigstens bei den Rehoboths, im ganzen der Grad der Häufigkeit der helleren und dunkleren Töne dem Grad der Blutmischung entspricht. Man steht auch hier vor der Wahl zwischen den gleichen Erklärungsmöglichkeiten wie z. B. bei der Scheckung der Neger: man kann eine große Anzahl von homopolymeren Faktoren[2]) annehmen oder multiple Allelomorphe in dem Sinne, daß auf Grund einzelner Erbeinheiten (Davenport hat sogar an eine Myriade von solchen gedacht) die Pigmentbildung auf verschiedenen Zuständen („stopping points") stehen bleibt und jede vorgerückte Stufe unvollkommen dominant gegenüber der weniger vorgerückten ist, oder endlich eine unreine Anlagenspaltung.

Bei bestimmten Rassenkreuzungen scheinen übrigens einfachere Spaltungen vorzuliegen. So berichtet Townsend[3]) von der Bevölkerung einer kleinen Insel im Stillen Ozean (Pitcairn), welche vor etwas über 100 Jahren durch Vermischung von Engländern mit polynesischen (tahitischen) Frauen entstand und deren Stammbäume sorgfältig aufbewahrt sind. Die Eingeborenen der ersten Generation hatten alle, mit einer Ausnahme, dunkles Haar, dunkle Augen und olivenfarbene Haut. In der zweiten Generation waren einige so dunkel wie Vollblut-Tahitier, andere so hellfarbig wie Europäer, und gegenwärtig erscheinen beide Typen nebeneinander in der gleichen Familie. Vermutlich liegt also hier der alternative Vererbungsmodus vor.

Ziemlich komplizierter Natur scheinen auf den ersten Anblick die Erblichkeitsbeziehungen zwischen den verschiedenen Augenfarben des Menschen zu sein.

Es muß hier zum Verständnis das Morphologische vorausgeschickt werden. Abgesehen von den albinotischen Individuen, enthält die Chorioidea bei allen Menschenrassen, auch bei den helläugigen, sehr

---

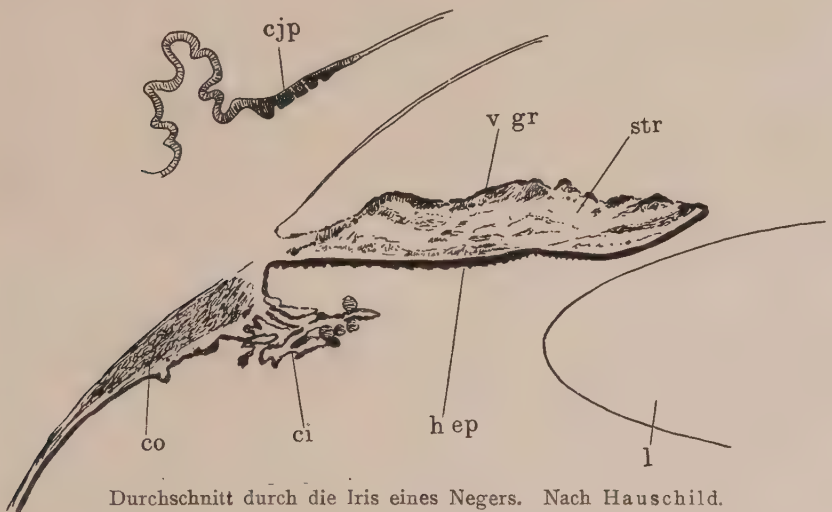
[1]) Über die Möglichkeit, die große Verwandtenähnlichkeit durch fakultative „Verkoppelungen" zu erklären, vgl. Phän., S. 276.

[2]) Lang 1911, S. 111.

[3]) Manchester Guardian 1910. Zitiert nach der Frankf. Zeit.

viel Pigment, worauf die Schwärze der Pupille beruht. Auch das zweiblätterige hintere Irisepithel (Fig. 116, *hep*), welches, als Fortsetzung der Retina und der Epithelbekleidung des Ciliarkörpers (*ci*), die Innenfläche der Iris bedeckt, ist stets pigmentiert, dagegen zeigt das bindegewebige Irisstroma (*str*) und die vordere Grenzschicht (*vgr*) wechselnde Verhältnisse. Die dunkelbraune bis tiefschwarzbraune Irisfarbe dunkelhäutiger Rassen und brünetter Individuen wird durch die sehr starke Pigmentierung der vorderen Grenzschicht der Iris bedingt[1]), während bei allen hellen Augen (hellbraun, grau, grün, blau) das Pigment der vorderen Grenzschicht in geringerem oder stärkerem Maße reduziert ist, so daß die Pigmentverhältnisse des Stromas und

Fig. 116.



Durchschnitt durch die Iris eines Negers. Nach Hauschild.

cjp Konjunktivapigment. *ci* Ciliarfortsätze. *co* Ciliarkörper. *hep* Hinteres Irisepithel. *l* Linse. *str* Irisstroma. *vgr* Vordere Grenzschicht.

des hinteren Epithels mit beteiligt sind oder ausschließlich in Frage kommen. Bei hellbraunen Augen ist in der vorderen Grenzschicht und im Irisstroma hellbraunes Pigment in weniger dichter Anordnung vorhanden, bei grauen und graublauen Augen tritt eine Abänderung der Braunfärbung durch Beimischung reflektierter blauer Strahlen (s. unten) ein, eine grüne Farbwirkung kommt bei ebenfalls nicht sehr starker Pigmentation dadurch zustande, daß in der Nähe der Pupille die bekannte radiäre Struktur der Iris sich in Form eines Wechsels zwischen grauen oder graublauen „Sektoren“ und hellbraunen „Irisbalken“[2]) darstellen kann; die Blaufärbung endlich hat darin ihre Ursache, daß die bindegewebigen Teile der Iris (vordere Grenzschicht und Stroma) vollkommen pigmentfrei sind und in diesem

[1]) Vgl. Hauschild, S. 487, 540.
[2]) Vgl. Hauschild, S. 484, und Bond 1912.

„trüben", vor einem dunklen Hintergrund (dem stets pigmentierten hinteren Irisepithel) gelegenen Medium eine starke Reflexion von blauen Strahlen vor sich geht. Die Blaufärbung der Augen kommt also in der nämlichen Weise zustande, wie die des Himmels oder wie die der blauen Vogelfedern.

Nach Untersuchungen von Davenport und Hurst[1]) ist Braun dominant über Blau, ein Ergebnis, das man auch hierzulande bestätigt finden kann und das mit der allgemeinen Erfahrung von der Zurückdrängung des helleren (germanischen) Typus durch die dunkleren Typen in Mischgebieten, sowie in großen Städten und Industriegegenden im Einklang steht[2]). Blauäugige Individuen sind also in bezug auf dieses Merkmal stets homozygot und dementsprechend findet man, daß die Kinder zweier blauäugiger Eltern ($RR \times RR$) ebenfalls überwiegend blau, seltener blaugrau oder grau sind. Was die graue Farbe anbelangt, so scheint sie im allgemeinen ebenfalls rezessiv gegenüber Braun, dagegen dominant gegenüber Blau zu sein, doch scheinen die Mischfarben auch als heterozygoter Intermediärzustand aufzutreten. Nach Hurst würde der allgemein gehaltene Satz Gültigkeit haben, daß die Anwesenheit von braunem Pigment an der vorderen Oberfläche (d. h. in der vorderen Grenzschicht) der Iris („Duplextypus") dominant ist gegenüber der Abwesenheit von solchem Pigment („Simplextypus"). Ferner scheint auch eine gleichmäßige Färbung der ganzen Iris dominant zu sein gegenüber der ringförmigen, auf die Umgebung der Pupille beschränkten Pigmentierung, während für die sektoriale Zeichnung (ein oder mehrere dunkle Strahlen auf hellem Grunde) kompliziertere Erblichkeitsverhältnisse gelten (Bond).

Bezüglich der Vererbung der Haarfarbe liegen keine bestimmten Resultate vor. Doch dürften die Verhältnisse schwarz oder dunkelbraun > hellbraun > flachsfarbig und schwarz > rot[3]) Gültigkeit haben.

Eine noch wenig erforschte Erscheinung ist das Nachdunkeln hellblonder Kinder, wie es in vielen Gegenden Deutschlands, z. B. in Schwaben, beobachtet wird.

In welchem Umfang die sogenannte „helle" und „dunkle Komplexion" auf festen Korrelationen zwischen Haut-, Augen- und Haarfarbe beruhen, ist noch nicht endgültig nachgewiesen. In manchen Völkern findet man jedenfalls die Korrelation gebrochen, wie z. B. besonders häufig in Irland und auf der Baleareninsel Minorka[4]), nicht selten auch in Nordthüringen sehr dunkelhaarige Individuen mit

[1]) Vgl. auch H. Fehlinger, Naturw. Woch., Bd. 11, 1912, S. 85, 813.

[2]) Man vergleiche die Gemälde der Venezianer des 16. Jahrhunderts (Palma vecchio, Tintoretto, Bordone) mit ihren blauäugigen, flachs- oder rotblonden Patrizierfrauen, die Madonnen des Bolognesers Guido Reni usw. im Gegensatz zu dem vorherrschend dunkeln Typus der jetzigen Stadtbevölkerung Oberitaliens.

[3]) Vgl. Davenport 1908 (Det. of dom. etc.), Bateson 1909, S. 206; Hurst 1908a.

[4]) Bond 1912, S. 120; O. Bürger, Spaniens Riviera, Leipzig 1912, S. 349.

blauen Augen vorkommen. In Irland ist dabei die Gesichtsfarbe dunkel, auf Minorka nordisch-hell.

Was die Haarform anbelangt, so ist das gekräuselte (in der distalen Hälfte in einer engen Spirale verlaufende) Haar mit elliptischem Querschnitt dominant gegenüber dem glatten, geraden, zylindrischen Haar mit rundlichem Querschnitt, so z. B. bei Mulatten, oder es kann, bei Kreuzungen kraus-glatt wellenförmiges, in einer offenen Spirale gleichmäßig von der Wurzel bis zur Spitze gekrümmtes Haar als heterozygoter Zustand auftreten (Rehoboths).

Von anderen Hautbildungen seien die Linienmuster der Fingerbeere[1]) (Papillarlinien und -leisten) genannt, die in vielen Fällen deutlich ein erbliches Verhalten, insbesondere auch eine große Ähnlichkeit bei identischen (eineiigen) Zwillingen erkennen lassen, derart, daß z. B. eine selten vorkommende (S-förmige) Doppelschlinge am Daumen als ausgesprochen dominant gegenüber einigen häufigeren Formen erscheint. Doch besteht hier, selbst bei eineiigen Zwillingen, immerhin eine beträchtliche Modifikabilität, so daß die für kriminalistische Identitätsnachweise eingeführte Fingerabdruckmethode oder Daktyloskopie durch den nur im allgemeinen erblichen Charakter der Linienmuster in ihrer Sicherheit nicht beeinträchtigt wird.

Erblich sind sicher auch die Kinn- und Wangengrübchen, von denen die ersteren durch bindegewebige Verbindung der Haut mit dem Kinnvorsprung, letztere durch Kontraktion des in die Kutis einstrahlenden Musculus risorius entstehen[2]).

Was die Größe und Statur anbelangt, so sind die Erblichkeitsverhältnisse sehr unübersichtlich, doch lassen die extremen Größenstufen insofern eine gewisse Regelmäßigkeit erkennen, als bei Verbindung einer sehr langen, hageren Figur mit einer kleinen auffallend viele Nachkommen einen der elterlichen Typen zeigen, während die Mittelformen zurücktreten[3]). Damit steht einigermaßen die Angabe von Davenport (1917) im Einklang, wonach die Kinder eines großen Elternpaares sehr wenig variabel sind und eine geringe filiale Regression (S. 10) zeigen, insbesondere im Vergleich mit den Nachkommen eines kleinen Paares. Davenport sucht dies durch die Annahme zu erklären, daß die Gameten der kleinen Eltern eine variable Zahl von Wachstumshemmungsfaktoren enthalten, die den Gameten der großen Eltern fehlen, daß also hohe Statur ein rezessives Merkmal ist. Mittlere Statur erscheint im allgemeinen nicht als Intermediärtypus bei der Verbindung groß × klein, sondern gehört einem besonderen Biotypus an. Im übrigen ergeben sich, besonders auch, weil die vier Hauptsegmente des Körpers (supra- und substernales, Ober- und Unterschenkelsegment) in Variabilität und Erblichkeit bis

[1]) F. Galton, Phil. Trans. R. Soc., Vol. 182, 1891; Poll 1914 (hier ein ausführliches Lit.-Verz.).

[2]) Phän., S. 275.

[3]) Haecker, Einzelfrag. IV, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 21, 1919, S. 147.

zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander sind, keine einfachen Spaltungsverhältnisse.

Bezüglich der Vererbung der Schädelform[1]) liegen keine einheitlichen Ergebnisse vor. Bei den Rehoboths ist der Längenbreitenindex (im Mittel beim Manne 75,5) intermediär zwischen dem der Holländer (80,3) und Hottentotten (74,1). Die nordgermanische Dolichocephalie und ebenso die altslavische[2]) zeigt bei Rassenkreuzungen ebenfalls Neigung zu Intermediärbildungen bzw. Rezessivität gegenüber Brachycephalie (s. unten S. 328). Daß jedoch bei Mischvölkern die Schädelformen der Elternrassen noch lange ein gewisses Maß von erblicher Selbständigkeit bewahren können, hat Hildén für einige durch Mischung langköpfiger ugrischer und kurzköpfiger turko-mongolischer Komponenten entstandene Altaistämme nachgewiesen, deren für den Schädelindex aufgestellte Variationskurven deutlich zweigipflig sind.

Noch weniger bekannt ist über die Erblichkeitsverhältnisse des Gesichtsschädels und der Weichteile des Gesichtes und damit des Gesichtstypus. Erwähnt sei hier nur, daß die vorspringenden Jochbogen der Mongolen und Mongoloiden, sowie der Hottentotten, die bezüglich der Flachgesichtigkeit und der Jochbogenformen den Mongolen sehr nahestehen, beim Zusammentreffen mit arischen Formen, intermediäre Bildungen liefern[3]), ferner, daß der Gesichtstypus der osteuropäischen (aschkenasischen) Juden gegenüber dem der Nordeuropäer rezessiv ist[4]). Als sehr variabel erweist sich bei Kreuzungen die Nasenform, z. B. bei den Rehoboths. Daß auch hier die Modifikabilität in Betracht kommt, ergibt sich daraus, daß speziell der Nasenrücken selbst bei eineiigen Zwillingen nicht immer gleich geformt ist[5]). Auf den Habsburger Familientypus und einige andere hierher gehörige Verhältnisse wird unten eingegangen werden.

Von physiologischen Eigenschaften ist bekannt, daß nach Weinberg und Bonnevie[6]) die Anlage zu Mehrlingsgeburten, speziell zweieiiger Zwillingsgeburten, beim Menschen wahrscheinlich als rezessiver Charakter vererbt wird. Doch steht damit ein von Davenport[7]) beschriebener Fall nicht im Einklang, indem diese Anlage in vier aufeinanderfolgenden Generationen manifest wurde und eine Frau in drei Ehen ausschließlich Mehrlinge (6mal Zwillinge, 6mal Drillinge, 3mal Vierlinge), teils lebend-, teils totgeboren, zur Welt brachte.

---

[1]) Phän., S. 275, 309, sowie G. P. Frets, Kon. Ak. Wet. Amsterd., Deel 26, 1917.
[2]) H. Fehlinger, Nat. Woch., Bd. 12, 1913, S. 357.
[3]) Phän., S. 272; 1918a, S. 77; Fischer, S. 82.
[4]) Salaman 1911; vgl. hierzu M. Fishberg, Die Rassenmerkmale der Juden, München (E. Reinhardt) 1913.
[5]) Poll 1914, S. 94.
[6]) Weinberg 1909; Kristine Bonnevie, Norsk. Mag. f. Laegev. nr. 8, 1919.
[7]) Davenport, Journ. Hered., Vol. 10, 1919.

Ein noch sehr dunkles Gebiet ist die Erblichkeit psychischer Eigenschaften[1]). Für die musikalische Veranlagung ist angegeben worden, daß sie als dominantes Merkmal vererbt wird[2]). Doch liegen hier möglicherweise rassenmäßige Verschiedenheiten vor, da nach Hursts Beobachtungen (1908a) das musikalische Talent rezessiv ist[3]).

Soweit die bisherigen phänogenetischen Untersuchungen über die normalen Eigenschaften des Menschen erkennen lassen, folgen auch sie der entwickelungsgeschichtlichen Vererbungsregel, wie an einigen Beispielen gezeigt werden soll. Augen- und Haarfarbe dürften im gleichen Sinne, wie die Pigmentfarben der Nager und Vögel, als einfach-verursacht zu betrachten sein. Letzteres darf wohl auch von der Haarform gesagt werden, denn sie ist, wie früher (S. 307) angedeutet wurde, ausschließlich durch die Wachstumsrichtung des Haarfollikels bedingt, welcher bei den glatt- und wellighaarigen Rassen gerade oder höchstens schwach gebogen, bei kraushaarigen säbelförmig gekrümmt ist[4]). Bei allen genannten Merkmalen sind vielfach Mendelsche Spaltungsverhältnisse deutlich zu erkennen. Auch an Gegenstücken fehlt es nicht. So beruht die Hautfarbe besonders bei pigmentierten Rassen gleichzeitig auf einem epidermalen und einem korialen Pigmentbildungsprozeß[5]), die, ähnlich wie wir es beim Axolotl fanden (S. 296), korrelativ verbunden sein dürften, und noch komplexere Vorgänge spielen, wie schon Bateson[6]) gezeigt hat, bei der Entwickelung der Statur eine Rolle. In beiden Fällen sind auch die Erblichkeitsverhältnisse komplizierterer Natur.

Die entwickelungsgeschichtliche Betrachtung wirft auch auf einige Probleme der Genealogie und Völkerkunde neues Licht. Wir sahen (S. 2f.), daß der Habsburger Familientypus durch eine besonders zähe Vererbung ausgezeichnet ist und sich seit dem Ende des XV. Jahrhunderts kontinuierlich, wenn auch in individuell wechselnder Erscheinungsform, durch zahlreiche Generationen verfolgen läßt. Man kann nun zeigen[7]), daß sich diese Anomalie als ein dominantes mendelndes Merkmal verhält, das im männlichen Geschlecht in markanter, im weiblichen in abgeschwächter, verfeinerter Form auftritt. Andererseits scheint die Vererbung des Habsburger Typus für die uralte Anschauung zu sprechen, daß die Familiencharaktere hauptsächlich im direkten Mannesstamm vererbt, daß also gewisse Eigenschaften ganz oder überwiegend vom Vater auf die Söhne, nicht

---

[1]) Vgl. Galton, Ribot, Heymans u. Wiersma, Josefovici, Peters, Sommer (Kap. 1, S. 6).

[2]) Crzellitzer, Handwörterb. soz. Hyg., Bd. 1, S. 335.

[3]) Die Vererbung der Temperamente hat Davenport, Proc. Nat. Ac. Sci., Vol. 1, 1915, S. 456, mendelistisch zu deuten versucht.

[4]) Martin, S. 392; Phän., S. 58.

[5]) H. E. Jordan, Am. Natur., Vol. 45, 1911; vgl. auch E. Meirowsky, Bibl. mediz. Monogr., Bd. 4, Leipzig 1908; F. Weidenreich, Zeitschr. Morph. u. Anthr. 1912.

[6]) Mend. Princ., S. 202; Phän., S. 22 ff., 29 ff.

[7]) Haecker 1911, Strohmayer 1912 (s. Kap. 1, S. 6).

aber auf die weibliche Deszendenz übertragen werden, also eine männliche Präponderanz anzunehmen ist. Denn es läßt sich zeigen, daß der Typus bei Übertragung durch Habsburger Prinzessinnen in andere Dynastien, z. B. in das Wettiner Haus, merklich abgeschwächt wird, während er allerdings in anderen Fällen, z. B. im Haus Medici und in der spanischen Königsfamilie, in sehr ausgeprägter Form wieder auftritt.

Nun lehren aber andere Beobachtungen[1]), daß der Habsburger Typus offenbar eine Ausnahme bildet, denn wir finden z. B. bei den albertinischen Wettinern, daß sich hier kein bestimmter Typus kontinuierlich und in bestimmter Form fortvererbt, daß vielmehr ein öfterer Wechsel stattfindet, genau, wie es nach den Erfahrungen der Tier- und Pflanzenzüchter bei Deszendenzen zu erwarten ist, in welche immer wieder neues Blut eingeführt wird, und daß hier die Mütter mindestens ebenso häufig einen Einfluß auf die körperliche Beschaffenheit der Kinder gehabt haben, wie die Väter.

Wie sind nun die beiden Tatsachengruppen: einerseits mendelnde Vererbung des Habsburger Typus und gelegentliche männliche Präponderanz, andererseits häufiger Wechsel des Typus bei den Wettinern und gleiche Vererbungskraft beider Geschlechter, miteinander in Einklang zu bringen?

Nach allem, was wir aus den Ergebnissen der Experimentalforschung und der Phänogenetik wissen, ist der zweite Fall als der allgemeinere zu betrachten. Der Habsburger Typus stellt dagegen einen Spezialfall dar, der einerseits zu erklären ist durch die starke Inzucht, also die vielen Heiraten mit Töchtern aus solchen Dynastien, in welche früher der Habsburger Typus durch Heirat hineingeraten war, dann aber durch die entwickelungsgeschichtliche Beschaffenheit des Merkmals. Wie für manche Anomalien stärkeren Grades und Krankheiten (Kap. 31), so ist auch für bestimmte komplex-verursachte Rassenmerkmale und leichtere Anomalien anzunehmen, daß sie dann, wenn ihre Entwickelung im einzelnen Fall durch einen prävalierenden Faktor überwiegend beherrscht wird und wenn dieser sich regelmäßig vererbt, klare Spaltungsverhältnisse zeigen. So sind die verschiedenen Formen von Nase, Mund und Kinn an und für sich komplex-verursachte Merkmale, aber im Falle des Habsburger Typus werden sie durch den prävalierenden Einfluß wahrscheinlich einer anomalen Hypophysenfunktion nach einer bestimmten Richtung hin umgestaltet und zeigen demnach trotz vielfacher individueller Abweichungen im ganzen eine streng kontinuierliche Vererbung nach Art dominierender Merkmale, da offenbar die zugrunde liegende Anomalie der Hypophyse regelmäßig spaltet.

Wenn trotzdem in gewissen Fällen eine Abweichung vom Typus in den Seitenlinien erfolgt, so kann das wohl am besten in der Weise

---

[1]) Näheres 1917.

erklärt werden, daß, trotz gleichmäßiger Verteilung der Anlagen auf die beiden Geschlechter, die Wirksamkeit und Entfaltungskraft einer Anlage innerhalb des weiblichen Organismus nicht bloß in dem Sinne abgeschwächt wird, daß sie in der individuellen Entwickelung nicht oder nur schwächer zur Entfaltung kommt, sondern daß die Anlage auch eine dauernde, bei den Nachkommen sich äußernde Abänderung erfährt, daß also unter gewissen Umständen eine unreine Spaltung erfolgt.

Ähnliche Betrachtungen gelten für die Völkerkunde[1]); v. Luschan[2]) hat es als vielleicht wichtigste Frage der heutigen Anthropologie bezeichnet: unter welchen Umständen entstehen bei Rassenmischungen wirkliche, durch lange Reihen von Generationen fortdauernde Mischtypen und wann kommt es zu einem vollständigen, genauer: zu einem immer sich wiederholenden Auseinanderspalten im Sinne Mendels?

Man wird darauf mit folgender besonderer Formulierung der entwickelungsgeschichtlichen Vererbungsregel antworten können:

> Einfach-verursachte, ausgesprochen autonome Eigenschaften kehren bei Mischvölkern durch viele Generationen hindurch in reiner Form wieder, auch dann, wenn die anfänglichen Träger, sei es mutativ innerhalb des Volkes entstanden (autogene Mischung), sei es von Fremdvölkern übernommen (exogene Mischung), in erheblicher Minderzahl waren;
>
> komplex-verursachte Eigenschaften verlieren in Mischvölkern allmählich ihren ausgeprägten Charakter, auch wenn die anfänglichen Träger einen nach Anzahl und Machtverhältnissen beträchtlichen Volksbestandteil gebildet hatten.

Hier sollen nur einige wenige Beispiele folgen. Das regelmäßige Auftreten blauäugiger und blondhaariger Individuen bei einer Anzahl dunkelfarbiger Völker, z. B. bei den Berbern Nordafrikas, bei den von Steffánsson untersuchten blonden Eskimos von Viktorialand im arktischen Nordamerika, sowie bei den Lappen und Samojeden wird wohl in den meisten Fällen auf eine Kreuzung, sei es eine weit zurückliegende, wie bei den ersten beiden Völkern, sei es eine jüngere, bzw. fortdauernde, wie bei den letzteren, zurückzuführen sein. Daß aber die blaue Augenfarbe immer wieder zum Vorschein kommt, beruht darauf, daß sie auf Grund ihres einfach-verursachten Charakters durch Jahrhunderte hindurch immer wieder herausgespalten werden kann.

---

[1]) Phän., S. 307; 1918a.

[2]) v. Luschan, Kriegsgefangene, Berlin 1916.

Ähnliches gilt für die Form des Hinterhauptes, welches in seinem Wachstum ein ziemlich selbständiges und von den übrigen Schädelteilen unabhängiges Gebilde zu sein scheint[1]). So sehen wir, daß die steile Hinterhauptsform der Armenier und die nach hinten vorspringende der Dolichocephalen der Riviera trotz zweifellos sehr ausgiebiger Rassenmischung immer wieder in reiner Form herausgespalten wird, während die nordgermanische Dolichocephalie, bei welcher auch andere Elemente des Schädeldaches stärker beteiligt sind, bei Rassenkreuzungen offenbar die Neigung zu Intermediärbildungen und zu fortschreitender Vermischung hat.

Andererseits zeigt der Gesichtstypus, wie wir sahen, wenig übersichtliche Erblichkeitsverhältnisse. Ganz besonders komplexer Natur ist der mongolische Gesichtsschnitt, für den die geknickte Form des Jochbeins und die großenteils dadurch bedingte Flachgesichtigkeit charakteristisch ist. Wie Toldt[2]) gezeigt hat, ist gerade die Entwickelung des Jochbeines sehr komplexer Natur, und so ist es zu verstehen, daß bei den heutigen Ungarn und Türken die charakteristischen Züge der ursprünglichen zentralasiatischen Eroberervölker fast vollkommen verschwunden sind und daß sich von ihnen im wesentlichen nur die Sprache erhalten hat. Bei den Türken wirkte dabei die durch die Polygamie begünstigte Vermischung mit fremdländischen Frauen als beschleunigender Umstand mit.

Ein interessantes Gegenstück bildet ein anderes, der mongolischen Rasse allerdings nicht ausschließlich eigentümliches, aber doch bei ihr besonders weit verbreitetes Merkmal, der sogenannte Mongolenfleck. Es ist dies eine im ganzen, sowohl was die Hautstelle, als die Tiefenschicht anbelangt, lokalisierte Anhäufung von Pigmentzellen, die ihrer ganzen Natur nach wohl nicht mit Unrecht, ähnlich zahlreichen anderen Hautbildungen (Haarwirbel, Kämme der Hühner, Naevi u. a.) als eine verhältnismäßig einfach-verursachte und entwickelungsgeschichtlich autonome Bildung betrachtet werden darf. Es ist nun bemerkenswert, daß Sperck[3]) bei seinen, offenbar in Wien vorgenommenen Untersuchungen die Mongolenflecke nur bei solchen Kindern gefunden hat, in deren Aszendenz ein magyarischer Einschlag nachgewiesen werden konnte. Es scheint dies darauf hinzuweisen, daß diese Hautvariation im Gegensatz zur mongolischen Jochbeinbildung infolge ihres einfacheren entwickelungsgeschichtlichen Charakters und ihres dadurch bedingten regelmäßigeren Vererbungsmodus bei den Magyaren als altes mongolisches Erbgut fortgeführt und immer wieder herausgespalten wird.

---

[1]) Rudolf Haecker, Die anthrop. Samml. Deutschlands. Braunschweig 1902. XVI (Tübingen).

[2]) K. Toldt jun., Sitzber. Wien. Ak. Wiss., m.-n. Kl., Bd. 111, Abt. 3, S. 241.

[3]) Mitt. Wien. Anthr. Ges. 1906.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 30.

Bateson 1909, s. Kap. *22/23*, S. *232*.
Bond, C., On heterochromia iridis etc. Journ. Gen., Vol. *2*, 1912.
Davenport, C. B., Determination of dominance in Mendelian inheritance. Proc. Amer. Phil. Soc., Vol. 47, 1908.
—, Heredity of skin-colour in Negro-white crosses. Wash. (Carneg. Inst.) 1913.
—, Inheritance in stature. Genetics, Vol. *2*, 1917.
Davenport, Gertrude, C., and Davenport, Ch. B., Heredity in eye-colour in man. Science, N. S., Vol. *26*, 1907.
—, Heredity in Hair-form in Man. Amer. Nat., Vol. *42*, 1908.
—, Heredity of skin pigment in man. Ebenda, Vol. 44, 1910.
Fischer, Eug., Die Rehobother Bastards usw. Jena 1913. 327 S.
Haecker, Habsb., 1911, s. Kap. 1, S. 6.
—, Die Erblichkeit im Mannesstamm usw. Jena 1917.
—, Phän., 1918, s. Kap. 28, S. 302.
—, Die entwickelungsgesch. Vererbungsregel i. d. Völkerkunde. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 19, 1918 (1918a).
Hauschild, M. W., Untersuchungen über die Pigmentation im Auge verschiedener Menschenrassen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr., Bd. *12*, 1909.
Hildén, K., Anthrop. Unters. über d. Eingebor. d. russ. Altai. Helsingfors 1920.
Hurst, C. C., On the inheritance of Eye-Colour in Man. Proc. Roy. Soc., Vol. 80, B, 1908.
—, Mendels law of her. and its applic. to man. Trans. Leicester Soc., Vol. *12*, 1908 (1908a).
Lang, A., Fortgesetzte Vererbungsstudien. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 5, 1911.
— 1912 u. 1912a, s. Kap., 17, S. 169.
Martin, R., Lehrb. d. Anthrop. Jena 1914.
Poll, H., Über Zwillingsforschung als Hilfsmittel d. menschl. Erbkunde. Zeitschr. Ethnol. 1914.
Salaman, R. N., Heredity and the Jew. Journ. Gen., Vol. 1, 1911.
Weinberg, W., Die Anlage zur Mehrlingsgeburt beim Menschen und ihre Vererbung. Arch. f. Rassen- u. Ges.-Biol., 6. Jahrgang, 1909.
—, Über Vererbungsgesetze beim Menschen. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 1 u. *2*, 1909 (1909a).
—, Weit. Beitr. z. Theorie der Vererb. 4. u. 5. Arch. Rass. Ges. Biol., 9, 1912.
—, Auslesewirkungen bei biol.-statist. Problemen. Ebenda, 10, 1913.

Einunddreißigstes Kapitel.

Erbliche Anomalien und Krankheiten beim Menschen.

Zwischen normalen Rasseneigenschaften, geringfügigen, für das Leben des Individuums gleichgültigen Aberrationen, angeborenen morphologischen und physiologischen Anomalien pathologischer Art, die außerhalb der Variationsbreite der Art liegen, aber im ganzen nur die Leistung einzelner Organe schmälern, und endlich den auf dem Boden einer Konstitutionsanomalie sich entwickelnden „erblichen Krankheiten“ (S. 136), denen im Unterschied von den Anomalien der Charakter des Gefährlichen zuzuschreiben ist (Virchow), bestehen alle Zwischenstufen. Zwischen einer kräftigen, aber durchaus noch als normal zu betrachtenden Kinnentwickelung und dem an der Grenze der Anomalien stehenden Prognathismus inferior (S. 2) läßt sich z. B. keine Grenze ziehen, ebenso wie es kontinuierliche Übergänge von normalen physiologischen Zuständen zum Diabetes insipidus, einer ausgesprochenen Krankheit, gibt.

Es ist daher begreiflich, daß auch die Erblichkeit auf allen diesen Gebieten das nämliche wechselnde Verhalten zeigt, und daß auch die erblichen Anomalien und konstitutionellen Krankheiten zum Teil eine streng homologe, kontinuierliche, zum Teil eine scheinbar ganz unregelmäßige Übertragungsweise erkennen lassen, ja, es können sogar dieselben Anomalien und dieselben Krankheiten in verschiedenen Familien verschiedene Verhältnisse aufweisen. Dieser Umstand bringt es mit sich, daß sich auf dem Gebiete der Konstitutions- und Krankheitslehre der Vererbungsforschung sehr große Schwierigkeiten in den Weg stellen, und so ist es zu erklären, daß man sich auf der einen Seite mit offenbarem Erfolge bemüht hat, auch hier Regelmäßigkeiten Mendelscher Art nachzuweisen, während andererseits auch heute noch hervorragende Konstitutionsforscher, wie Martius und Jul. Bauer, allen diesen Versuchen mit größter Skepsis gegenüberstehen.

Ein Weg, um hier weiter zu kommen, bietet sich in der entwickelungsgeschichtlichen Analyse. Betrachten wir zunächst einige Anomalien morphologischen Charakters, bei welchen die beiden Hauptsätze der entwickelungsgeschichtlichen Vererbungsregel ohne weiteres Anwendung finden können.

Mit ziemlicher Sicherheit darf man sagen, daß auch beim Menschen und speziell bei den Negern der Albinismus ein rezessives

Merkmal ist. In einem von Farabee mitgeteilten Falle heiratete ein albinotischer Neger eine normale Negerin und erhielt drei äußerlich normale Söhne. Von diesen erzeugten zwei (im Stammbaum als Nr. 1 und 2 bezeichnet) wieder nur normale Nachkommen, während einer (Nr. 3), welcher zweimal mit äußerlich normalen Frauen verheiratet war, 15 Kinder erzeugte: mit der ersten Frau 5 normale und 1 albinotisches, mit der zweiten Frau 6 normale und 3 albinotische. Wenn nun in der Tat der Albinismus auch beim Menschen ein rezessives Merkmal darstellt, so läßt sich der Vererbungsgang bei folgender Annahme leicht verstehen: Der Großvater war homozygot-rezessiv, die Großmutter homozygot-dominant, die Söhne heterozygot-dominant, desgleichen die beiden Frauen des dritten, eine Annahme, die dadurch ihre Unwahrscheinlichkeit verliert, daß nach Farabee in der Nachbarschaft noch mehrere andere Fälle von Albinismus vorkamen. Es ergibt sich also folgende Deszendenz:

$$RR\ ♂\ \text{(Großvater)} \times DD\ ♀$$

	$DR\ ♂ \times DD\ ♀$		$DR\ ♂ \times DD\ ♀$
1.	50 Proz. DD, 50 Proz. DR (sämtlich äußerlich normal)	2.	50 Proz. DD, 50 Proz. DR (sämtlich äußerlich normal)

$$3.\quad DR\ ♂ \times DR\ ♀ \quad DR\ ♂ \times DR\ ♀$$

25 Proz. DD, 50 Proz. DR, 25 Proz. RR.

Da von den Nachkommen des dritten Sohnes 11 normal und 4 albinotisch waren, so beträgt die Zahl der letzteren annähernd 25 Proz., und es stimmen also die tatsächlichen Zahlen sehr gut mit den zu erwartenden überein[1]).

Freilich sind von Negern auch solche Fälle bekannt, die mit dem Mendelschen Schema nicht vereinbar sind, so daß noch manche Unsicherheit besteht. Auch bei den Weißen kommt der Albinismus offenbar in verschiedener Form vor. Einerseits tritt er in Familien, die keine körperlichen oder geistigen Gebrechen zeigen, vollkommen autonom auf, d. h. ohne mit anderen Anomalien, abgesehen von Augenschwächen (besonders Augenzittern oder Nystagmus), verbunden zu sein. So haben Ebstein und Günther eine von körperlichen und geistigen Gebrechen freie Familie beschrieben, in welcher fünf erwachsene Geschwister ausgesprochen albinotisch (zum Teil allerdings bei hellblauer Iris) sind und von sonstigen Abweichungen nur Nystagmus und Astigmatismus aufweisen. Auch ein bedeutender englischer Staatsmann, Sir Robert Lowe (1811 bis 1892), war Albino: er war dabei ein Mann von ungewöhnlich scharfem Gedächtnis, un-

[1]) Vgl. Castle, Sci., N. S., Vol. 17, 1903; ferner Bateson, Mend. Princ. 1909, S. 226; G. C. und Ch. B. Davenport 1910 (s. Kap. 30, S. 329); Pearson, Nettleship u. Usher 1911; Meirowsky 1919, S. 95. Zur Morph. des Neger-Alb. vgl. J. Frédéric, Zeitschr. Morph. u. Anthr., Bd. 10.

vergleichlicher Beredsamkeit und stahlhartem Charakter, erreichte ein hohes Alter und war nur von Jugend an in hohem Maße schwachsichtig[1]).

Da nun andererseits Genealogien erwähnt werden, in denen Albinismus mit Idiotie, Taubstummheit und anderen Defekten einherging, so wird man zur Unterscheidung von zwei Hauptformen des Albinismus geführt, von denen der eine, der autonome, als relativ einfach-verursacht vielleicht in typischer Weise mendelt, während der andere, als eine korrelativ-gebundene, auf allgemein degenerativer Grundlage herauswachsende Abweichung in mehr unregelmäßiger, fakultativer Weise bei den Gliedern einer Familie manifest wird (1918 a).

Von anderen Färbungsanomalien seien der partielle Albinismus (die Scheckung) der Neger und die bei Weißen und Negern vorkommende Stirn- und Scheitelblässe mit heller Haarlocke erwähnt, die beide als dominante, mendelnde Merkmale vererbt werden[2]).

Wir haben gesehen, daß die Größe und Statur des Menschen, entsprechend ihrer komplexen Verursachung, im allgemeinen keine klaren Spaltungsverhältnisse aufweisen. Nun gibt es aber beim Menschen Größenvarianten, die durch Abänderung eines ganz bestimmten Entwickelungsfaktors hervorgerufen werden, derart, daß innerhalb des Rahmens eines komplexen Entwickelungsgeschehens sich ein einzelner Entwickelungsfaktor in einer mehr autonomen Weise hervorhebt. Dies gilt z. B. für die Kurzgliedrigkeit, Mikromelie oder Achondroplasie des Menschen (Phän., S. 33), die auf dem Fehlen der charakteristischen, säulenförmig angeordneten Knorpelzellen in den Epiphysen der langen Röhrenknochen, also auf einer ein ganz bestimmtes Bildungsgewebe betreffenden Entwickelungsstörung beruht, welche ihrerseits vielleicht durch die Abänderung einer bestimmten innersekretorischen Funktion bedingt und also als einfach-verursacht zu bezeichnen ist. Damit dürfte es zusammenhängen, daß sich die Mikromelie vielfach als eine ausgesprochen mendelnde, dominante Eigenschaft erweist.

Auch bei anderen Anomalien der Extremitäten treten die Zusammenhänge zwischen Entwickelung und Vererbung hervor. Die Hypophalangie oder Brachydaktylie (Phän., S. 238), bei welcher die Finger und Zehen II bis V nur zwei Glieder besitzen (Fig. 117, b), kommt, wie das Verhalten bei Kindern erkennen läßt, entwickelungsgeschichtlich dadurch zustande, daß die rudimentäre, einer Epiphyse entbehrende mittlere Phalange mit der Endphalange verschmilzt (Fig. 117, a, II). Es handelt sich dabei um eine, übrigens in verschiedenen Abstufungen vorkommende Entwickelungshemmung, welche die normalerweise in streng geregelter Wachstumsordnung

[1]) Nach Lady Ch. Blennerhasset, Dtsche. Rdsch., 1913/14, Nr. 40.
[2]) Vgl. Pearson, N. u. U. 1911; Meirowsky 1919, S. 99.

fortschreitende Gliederung der mesenchymatischen „Vorknorpelplatte“ des Extremitätenskelettes (Fig. 118) betrifft und sich in einer ganz bestimmten Phase der Wachstums- und Differenzierungsvorgänge geltend macht. Die Hemmung liegt dabei, ähnlich wie es z. B. bei den erblichen Schwanzdefekten bei Hühnern und Säugern der Fall ist[1]), auf der Linie einer allgemeinen phylogenetischen Rückbildungstendenz, wie nicht bloß die offenbar zunehmende Verringerung der Zahl der Epiphysen des Hand- und Fußskelettes (Fig. 119)[2]), sondern auch die häufige Verschmelzung der Mittel- und Endphalangen an der fünften Zehe zeigt. Da ferner bei der

Fig. 117.

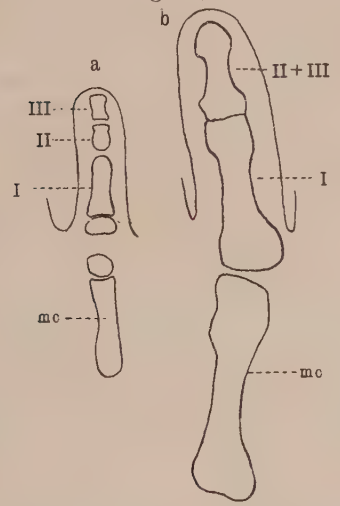


Fig. 118.

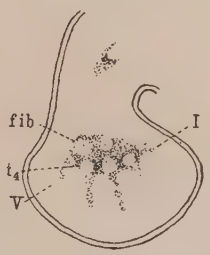


Fig. 119.

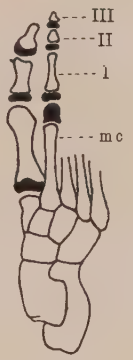


Fig. 117. Brachydaktylie beim Menschen. Mittelfinger eines Kindes (a) und eines Erwachsenen (b). Nach Drinkwater. *I—III* Phalangen, *mc* Metacarpus. Fig. 118. Anlage des Fußskelettes (Vorknorpelplatte) bei Emys (Schildkröte). Nach Mehnert aus Braus. *fib* Fibulare, t_4 Tarsale *IV*, *I—V* Strahlen. Fig. 119. Fuß aus der Pubertätszeit. Die Epiphysen (schwarz) noch getrennt. Nach Rauber.

streng örtlichen und zeitlichen Begrenzung der Wachstumsstörung auf einzelne Formelemente (nicht, wie bei der Mikromelie, auf ein bestimmtes Bildungsgewebe) Anomalien der inneren Sekretion als weiterzurückliegende Ursache schwerlich in Betracht kommen und da regelmäßige Korrelationen mit anderen Anomalien nicht nachzuweisen sind, so ist die Ursache der Störung höchstwahrscheinlich in der Skelettanlage selbst gelegen und die Hemmung als einfach-verursacht und autonom zu bezeichnen. In Übereinstimmung damit stellt die Hypophalangie gegenüber dem normalen Zustand ein

[1]) 1920, S. 168.

[2]) Für eine solche Verringerung spricht das atavistische Vorkommen isolierter Epiphysenkerne auch an den Phalangen-Enden, welche normalerweise (Fig. 119) keine Epiphysen besitzen.

mendelndes, ausgesprochen dominierendes Merkmal dar, welches sehr genaue Zahlenverhältnisse liefert [1]) und so in starkem Gegensatz zu anderen Anomalien der Extremitäten steht. So ist z. B. die Hyperphalangie des Daumens (Phän., S. 240), bei welcher zwischen die beiden Phalangen ein zylindrisches oder keilförmiges Knochenstück, vermutlich die in der Stammesgeschichte ausgeschaltete mittlere Daumenphalange, eingeschaltet ist (Fig. 120), sehr variabel und häufig mit anderen Anomalien, besonders auch mit Doppeldaumenbildung, vergesellschaftet, was gegen eine einseitige entwickelungsgeschichtliche Bedingtheit spricht. Demgemäß sind die Erblichkeitsverhältnisse sehr unregelmäßig [2]).

Ähnliches gilt für die Poly- oder Hyperdaktylie (Mehrfingrigkeit, Phän., S. 232), die beim Menschen zweifellos erblich ist, aber vielfach mit anderen Anomalien zusammen vorkommt und sehr variabel ist, was beides nach allen Erfahrungen gegen einen einfach-verursachten, autonomen Charakter spricht. Auch die Erblichkeitsverhältnisse pflegen demgemäß beim Menschen, ähnlich wie bei Meerschweinchen, Hühnern und Tauben (S. 229), sehr unübersichtlich zu sein, doch verhält sich in einzelnen menschlichen Familien die Polydaktylie als ein dominantes, rein spaltendes Merkmal, offenbar, weil sie in diesen Fällen die einzige Wirkung eines lokalisiert angreifenden Entwickelungsfaktors darstellt [3]).

Fig. 120.

Hyperphalangie des Daumens. Nach Stieve.

Wie wir sahen, folgen besonders auch solche Rassenmerkmale, die weniger in morphogenetischen Vorgängen als in einer bestimmten Störung des Chemismus sämtlicher oder der meisten Körperzellen und somit des Artplasmas selber begründet und daher als verhältnismäßig „einfach-verursacht" anzusehen sind, vielfach sehr genau der Spaltungsregel. In ganz analoger Weise finden wir auch auf dem Gebiete der menschlichen Pathologie, daß Anomalien des Eiweißstoffwechsels (Aminosäurediathesen), die auf ganz bestimmten Insuffizienzen der fermentativen Tätigkeit vermutlich sämtlicher Zellen beruhen [4]), z. B. Alkaptonurie (Ausscheidung von Homogentisinsäure im Harn) und Cystinurie, ein ausgesprochen „familiär-hereditäres", und zwar im ersteren Falle deutlich rezessives Vorkommen zeigen, im Gegensatz zu den mehr komplizierten und unregelmäßig vererbbaren konstitutionellen Krankheiten des Kohlehydratstoffwechsels.

Von besonderem Interesse ist auch die Erblichkeit einer Anzahl von Anomalien, welche darin übereinstimmen, daß sie im allgemeinen

[1]) Vgl. besonders Drinkwater, Journ. Gen., Vol. 2, 1912; Vol. 4, 1914/15.
[2]) H. Stieve, Anat. Anz., Bd. 48, 1916 und Phän., S. 240.
[3]) Kristine Bonnevie, Norsk. Mag. f. Laegev. nr. 6, 1919.
[4]) Vgl. Bauer, S. 197 ff.

nur im männlichen Geschlecht manifest werden, während die weiblichen Anlagenträger oder Konduktoren verschont bleiben. Es besteht also eine gynephore Übertragung (Plate), die eine gewisse Ähnlichkeit mit der Vererbung geschlechtsbedingter Merkmale (S. 252) zeigt. Im einzelnen sind Verschiedenheiten vorhanden.

Bei der Bluterkrankheit oder Hämophilie, bei welcher infolge mangelnder Gerinnungsfähigkeit des Blutes schon nach leichten Wunden und Rissen starke Blutungen auftreten [1]), überwiegen die männlichen Bluter weitaus [2]) und erben die Krankheit in der Regel von der nicht-blutenden Mutter. Meistens wird daher die Regel von Nasse (1820) als gültig angenommen, wonach der Bluter die Krankheit durch seine gesunde Tochter auf männliche Enkel übertragen kann, doch wurde auch die Ansicht ausgesprochen, daß die ganze Deszendenz des einzelnen Bluters frei bleibt und also die Vererbung ausschließlich in weiblicher Linie erfolgt (Regel von Lossen 1877).

Um die Stammbäume mit den Mendelschen Regeln in Einklang zu bringen, sind mehrere Hypothesen aufgestellt worden. Plate z. B. nimmt an, daß beim Menschen, wie bei Abraxas (S. 252), das weibliche Geschlecht heterozygot in bezug auf den Weiblichkeitsfaktor *W* ist, daß also für die Frau die Formel *Ww*, für den Mann *ww* gilt, daß ferner *W* epistatisch über die Krankheitsanlage *K* ist, also ihre Entfaltung verhindert, und schließlich, daß ein mit *K* behaftetes Spermium *wK* nicht fähig ist, ein gesundes, männlich veranlagtes Ei *wk* zur Entwickelung anzuregen, wohl aber ein gesundes, weiblich veranlagtes *Wk*. So würde sich ohne weiteres die Nassesche Regel erklären: bei Verbindung eines (heterozygoten) Bluters (*ww . Kk*) mit einer gesunden Frau (*Ww . kk*) kommen die Gameten *wK*, *wk* und *Wk*, *wk* in Frage. Es entstehen 4 Zygoten: *Ww . Kk* (Konduktor-♀), *ww . Kk* (stirbt ab), *Ww . kk* (wirklich gesunde Frau), *ww . kk* (gesunder Mann). Diese Generation ist also, entsprechend der Regel, äußerlich gesund, aber dem Konduktor-♀ können kranke Söhne entstammen. Im Gegensatz zu dieser Darstellung hält Lenz, der die Lossensche Regel anerkennt, die Hypothese für ausreichend, daß alle Spermien, welche den Faktor für Hämophilie enthalten, zugrunde gehen.

W. Lossen jun. sucht die typischen Verhältnisse in dem berühmten, von H. Lossen (1876) mitgeteilten Stammbaum der Familie Mampel und die vielfachen, in anderen Stammbäumen vorkommenden Abweichungen durch die Annahme zu verbinden, daß die im befruchteten Ei in der Regel einfach vorkommende Bluter-Anlage während der Ontogenese auf Grund einer Art von inäqualer Teilung bald der Urgeschlechtsmutterzelle, bald der Ursomazelle zugewiesen wird.

Für einige andere Anomalien, so für die als Dichromasie zusammengefaßten Formen der Farbenblindheit [3]), die neurotische

[1]) Genaueres bei Martius, S. 233; Bauer, S. 193.

[2]) Von einigen Forschern, z. B. Lenz, wird bestritten, daß überhaupt bei Frauen echte Hämophilie vorkommt. Vgl. hierzu Martius, S. 216.

[3]) Protanopie, Gelbsichtigkeit oder Rotblindheit und Deutanopie, Blausichtigkeit oder Grünblindheit (vgl. v. Kries, Zeitschr. Psych. u. Phys. d. Sinne, Bd. 13,

Muskelatrophie, die myopische (d. h. mit Kurzsichtigkeit verbundene) Hemeralopie oder Nachtblindheit und den partiellen, auf das Auge beschränkten Albinismus, gilt die mit der Nasseschen Regel im wesentlichen übereinstimmende Regel von Horner (1876), wonach die Söhne von Töchtern affizierter Väter die meisten Aussichten haben, affiziert zu sein, die Erbschaft also vom Großvater mütterlicherseits herzurühren pflegt. Während nun Plate unter Annahme eines heterozygoten Zustandes der Frauen die Vererbungserscheinungen in der vorhin angegebenen Weise zu erklären versucht, nimmt Lenz eine Homozygotie des weiblichen Geschlechts (also ♀ = WW, ♂ = Ww) an und glaubt, daß die Erkrankung durch einen Defekt einer W-Einheit bedingt ist. Ein normaler Weiblichkeitsfaktor (W) ist dabei als dominant (epistatisch) gegenüber einem defekten (W') zu denken. So werden z. B. aus der Ehe eines normalen Mannes Ww und eines Konduktor-♀ WW', etwa der Tochter eines affizierten Vaters, viererlei Nachkommen entstehen, nämlich WW = gesundes ♀, WW' = Konduktor-♀, Ww = gesundes ♂, $W'w$ = affiziertes ♂, d. h. die Anomalie tritt bei Großvater und Enkel auf. Bei Verbindung eines affizierten Mannes ($W'w$) mit einem Konduktor-♀ können auch affizierte weibliche Nachkommen ($W'W'$) vorkommen.

Von den hier aufgezählten Anomalien mit gynephorer Übertragung reiht sich die Hämophilie den besprochenen Stoffwechselanomalien an, indem sie wahrscheinlich auf einer abgeschwächten fermentativen Tätigkeit der Blut- und Gefäßendothelzellen, vielleicht sogar aller Zellen (J. Bauer) beruht, während die übrigen auf erbliche Affektionen des Optikus oder bestimmte Teile des Zentralnervensystems zurückzuführen sind. Wenn nun auch infolge der geschlechtlichen Bedingtheit eine Komplikation besteht, so ist es doch, wie wir sehen, sehr wahrscheinlich, daß der Vererbungsmodus dieser Anomalien in engerer Beziehung zum Mendelschen Schema steht, und so dürfte auch hier ein Zusammenhang zwischen Entwickelungsmodus und Vererbungsweise im Sinne von Punkt 1 und 2 des Zusatzes zur Vererbungsregel (S. 308) anzunehmen sein.

Hämophilie und Muskelatrophie können bereits als erbliche Krankheiten im früher (S. 136) erwähnten Sinne bezeichnet werden, und so stehen wir also jetzt vor der Frage, inwieweit sich überhaupt bei der Übertragung von Krankheiten Regelmäßigkeiten nachweisen lassen.

Im ganzen sind die Krankheiten und besonders die ausgesprochen konstitutionell bedingten in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht komplex-verursachte Erscheinungen, insofern bei ihrer Entstehung in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine Multiplizität der

1897; Ziehen, Leitfaden, 11. Aufl., S. 191). Zum ganzen Abschnitt vgl. Merzbacher 1909; Plate 1909, 1913 (wo auch die Ansichten von Bateson, Punnett, Wilson u. a. besprochen sind); Lenz 1912, 1912a.

ätiologischen, zum Teil endogenen, zum Teil exogenen Faktoren im Spiele ist (J. Bauer). Zu den endogenen gehört erstens die erbliche, in der Beschaffenheit des Keimplasmas begründete Konstitution (S. 136) und zweitens die Kondition, d. h. intra und extrauterine Neuerwerbe und Anpassungen, sowie vorübergehende Ernährungs- und Kräftezustände. Es ist im Hinblick auf das erbliche Verhalten komplex-verursachter Rasseeigenschaften und Anomalien ohne weiteres verständlich, daß häufig auch dann, wenn eine Krankheit offenkundig einen heredo-familiären Charakter zeigt, die Erblichkeitsverhältnisse unregelmäßig sind, und daß gerade bei einigen der wichtigsten konstitutionell bedingten Krankheiten, wie Arteriosklerose, Tuberkulose, bösartigen Neubildungen und vielen Neurosen, die Versuche, aus den Ahnentafeln Regelmäßigkeiten herauszulesen, von vornherein ziemlich aussichtslos sein müssen. Auch wenn, vermutlich infolge einer gewissen Labilität des Keimplasmagefüges, einer Konstitutionserschütterung mehr universeller Art (S. 160) ein Status degenerativus im allgemeinsten Sinne[1]) vorliegt, wobei am gleichen Individuum eine ganze Anzahl von angeborenen Konstitutionsanomalien, „Degenerationszeichen" oder „Stigmen" auftreten[2]), ist, falls Fortpflanzungsfähigkeit besteht, die Übertragungsweise natürlich eine sehr unregelmäßig-verschwommene und wird vielfach den Charakter einer fakultativ-identischen Teilvererbung, eine fakultative Kongruenz der Symptome (S. 159) aufweisen.

Nun gibt es aber zweifellos Fälle, in welchen auch die eben genannten Krankheiten eine ausgesprochen gleichsinnige und kontinuierliche Übertragungsweise zeigen, die an die Vererbung mendelnder, und zwar besonders dominanter Merkmale erinnert. Eine regelmäßige Vererbung scheint namentlich dann vorzukommen, wenn die Krankheit auf ein Organ oder einen Organteil von stark ausgeprägter erblicher Minderwertigkeit lokalisiert ist, und wenn die Organanomalie ihrerseits infolge einer einfach-verursachten, ausgesprochen (insbesondere auch frühzeitig-)autonomen Entwickelung, sowie wegen der Stabilität der zugrundeliegenden Keimplasma-Mutation, regelmäßige Erblichkeitsverhältnisse aufweist (1918b).

Als zweiter Satz dieser medizinischen Formulierung der entwickelungsgeschichtlichen Vererbungsregel wäre hinzuzufügen:

Eine Krankheit zeigt eine unregelmäßige Vererbung, einen nur im allgemeinen heredo-familiären Charakter, wenn keine erbliche, einfach-verursachte und autonome Organanomalie vorliegt, wenn vielmehr die bedingenden konstitutionellen und ent-

[1]) So nimmt Hart (1920, S. 76) für den asthenischen Habitus Stillers eine primäre, alle Lebensvorgänge umfassende Schwäche der vitalen Energie an.

[2]) Ein sehr instruktives Beispiel für die Häufung von angeborenen Defekten hat Grote S. 57 gegeben.

wickelungsgeschichtlichen Faktoren an und für sich komplexer Natur und stärker korrelativ gebunden sind, oder wenn eine Konstitutionserschütterung allgemeinerer Art, eine labile Beschaffenheit des Keimplasmagefüges die Unterlage bildet, was besonders in dem gleichzeitigen oder vikarierenden Vorkommen mehrerer Anomalien oder Krankheiten zutage tritt.

Ein vielumstrittener Gegenstand ist die Erblichkeit bösartiger Neubildungen. Sie werden als das klassische Paradigma für eine komplex-bedingte Reaktion angesehen (J. Bauer) und dementsprechend scheint in vielen Fällen eine Heredität oder wenigstens eine irgendwie regelmäßige Übertragung nicht vorzuliegen. Nun ist aber in manchen Familien die Neigung zur Entwickelung von Tumoren ganz ausgesprochen auf bestimmte Organe konzentriert, offenbar weil diese irgendwelche, diese Prozesse speziell begünstigende Defekte aufweisen, sei es Zellgruppen von embryonalem Charakter („versprengte Keime"), sei es geringe Widerstandsfähigkeit gegen schädliche Reize, sei es mangelhafte Schutzeinrichtungen gegen das Vorwuchern eines Gewebes gegen das andere [1]). Wenn nun solche Defekte, wie dies nach früher Gesagtem gerade bei streng lokalisierten Bildungsstörungen besonders häufig der Fall ist, ihrerseits streng erblicher Natur sind, so werden bei Hinzutreten auslösender Bedingungen auch die Neubildungen in mehr regelmäßiger Weise wiederkehren [2]).

So würde zu erklären sein, daß in manchen Familien der Magenkrebs, in anderen der Brustdrüsenkrebs in gehäufter Weise auftritt, ohne daß über das Vorkommen anderer Krebsformen berichtet wird. Öfters (vielleicht in der Regel) wird an einem bestimmten Organ eine Minderwertigkeit etwas allgemeinerer Art weitervererbt und es scheint von der Hineinkreuzung einer besonderen „Krebskomponente" abzuhängen, ob sich in solchen Familien auf dem Boden dieser Organschwäche gerade eine Neubildung entwickelt. Derartiges ist anzunehmen, wenn in derselben Familie an demselben Organ teils Neubildungen, teils Defekte anderer Art auftreten, z. B. Retinagliome bei den einen, Spaltbildungen (Kolobome) der Iris und Chorioidea bei anderen Geschwistern.

In allen hier genannten Fällen kann eine spezielle Voraussetzung der Vererbungsregel als erfüllt betrachtet werden, nämlich die, daß die betreffende Organanomalie sich frühzeitig autonom entwickelt. So gibt Grote an, daß Frühkarzinome des Magens hauptsächlich auf der Basis des Stillerschen asthenischen Habitus sich entwickeln, der sich u. a. in einer Minderwertigkeit des Magens äußert. Im Hinblick auf die außerordentliche anatomische und funktionelle Übereinstimmung, welche die typischen Astheniker untereinander zeigen, sei aber anzunehmen, daß die von der Norm abweichende Entwickelung schon sehr bald nach der Befruchtung, mindestens bei der Keimblätterbildung einsetzt. Bezüglich der dem Brustdrüsenkrebse zugrunde liegenden Anomalie ist darauf hinzuweisen, daß bei vielen vorwiegend ektodermalen Gebilden, vor allem bei Federn und Haaren (S. 307), eine einfach-verursachte,

[1]) A. Theilhaber, Med. Klin., 14. Okt. 1917.
[2]) Phän., S. 305, 1918a.

autonome Entwickelung sowohl der Normaleigenschaften als der Anomalien nachweisbar ist, oder daß, wenn Korrelationen bestehen, diese sich wohl überwiegend auf andere ektodermale Bildungen erstrecken, so bei der anscheinend nach der Hornerschen Regel sich vererbenden Hypoplasie der Schweißdrüsen (Anhydrosis), die mit Entwickelungsdefekten der Talgdrüsen, Haare und Zähne verbunden sein kann (Bauer, S. 492). Man wird also auch bei den Mammae und ihren Anomalien eine einfache Verursachung annehmen dürfen. Endlich führt auch der dritte der genannten Krebsherde, das Auge in seinen epithelialen Teilen, in hohem Maße ein entwickelungsgeschichtliches Eigenleben.

Ähnliches gilt für die Tuberkulose. Während diese häufig auf universell-degenerativem Boden oder auch im engeren Rahmen des Habitus asthenicus entsteht und dann eine Heredität, wenn überhaupt, nur ganz im allgemeinen zutage tritt, ist in anderen Fällen die Vererbung ausgesprochen homotop, homochron und homolog: die Krankheit geht dann bei den einzelnen Familienmitgliedern vom gleichen Lungenflügel oder von einer noch bestimmteren Stelle aus, und die Zeit der ersten Manifestation, sowie der Verlauf ist ein übereinstimmender. In solchen Fällen von erblicher, streng lokalisierter Organschwäche scheint aber eine regelmäßigere, und zwar kontinuierliche Vererbung häufig vorzukommen. Beispiele dieser Art finden sich auch bei der Arteriosklerose, beim peptischen Magengeschwür, bei Lungenemphysem, frühzeitiger Schrumpfniere und akutem Gelenkrheumatismus.

Bei Krankheiten, die in Anomalien des endokrinen Apparates ihre konstitutionelle Basis haben, ist die neuerdings besonders von Hart betonte wechselseitige Korrelation der verschiedenen endokrinen Drüsen und die in der Regel dadurch bedingte Komplexität der Ursachen als Grund für die Unübersichtlichkeit der Erblichkeitsverhältnisse anzusehen. Doch kommen auch hier Fälle einer strengen und gleichartigen Heredität vor, die ihre Ursache in einer ausgeprägt erblichen Minderwertigkeit einer einzelnen Drüse und in der regelmäßigen Übertragung dieser lokalisierten Bildungshemmung haben dürften. Hierher ist vielleicht die selten vorkommende Heredität des auf einer Insuffizienz der Nebennieren beruhenden Morbus Addisonii zu rechnen.

Ähnlich wie die in Anomalien des endokrinen Apparates wurzelnden Krankheiten, so zeigen auch diejenigen des Nervensystems im Falle der Heredität in der Regel ein wechselndes Verhalten, was mit den komplizierten morphogenetischen, histogenetischen und physiologischen Beziehungen zwischen den einzelnen Teilen dieses Organsystems zusammenhängen dürfte — doch kommt auch hier eine selbständigere und regelmäßigere Übertragungsweise vor, die vermutlich auf einer streng normierten Vererbung von mehr zirkumskripten Defekten beruht. Namentlich kommen in Betracht einige abiotrophische Krankheiten im Sinne von Gowers und Ziehen[1]), also

[1]) Vgl. Bruns, Cramer u. Ziehen, Handbuch der Nervenkrankheiten im Kindesalter. Berlin 1912; bes. S. 391, 806, 820 (Friedreichsche Krankheit) und 398, 839 (Mariesche Krankheit).

solche, die auf einer angeborenen Lebensschwäche bestimmter Organe beruhen, aber erst im Laufe der Entwickelung, z. B. in der Pubertätszeit, und zwar ohne Wirkung ungewöhnlicher Reize manifest werden und, entwickelungsgeschichtlich betrachtet, sehr an Hemmungsbildungen (Hypoplasien) morphologischer Art erinnern. Hierher gehören namentlich die in Bewegungsstörungen (Ataxien) sich äußernde Friedreichsche Krankheit und die Mariesche Krankheit (Kleinhirn-Ataxie), die vielfach ausgesprochen selbständig und kontinuierlich übertragen werden und auf eine abiotrophische Erkrankung bestimmter, systematisch zusammengehöriger Bahnen des Rückenmarks bzw. des Kleinhirns zurückzuführen sind. Ferner sei erwähnt die Myoklonus-Epilepsie, die von Lundborg in der südschwedischen Landschaft Blekinge sehr genau auf ihre Erblichkeitsverhältnisse geprüft und als wahrscheinlich rezessiv-mendelnd erkannt worden ist.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 31.

Bauer, Jul., Die konstitutionelle Disposition zu inneren Krankheiten. Berlin 1917.

Davenport, G. C. u. Ch. B. 1910, s. Kap. 30, S. 329.

Ebstein, E. u. Günther, H., Klin. Beob. über Albinismus. Zeitschr. Morph. u. Anthr., Bd. 17, 1914.

Grote, L., Über d. Einfluß d. Konst. auf die Pathogenese der Magen- und Darmerkrankungen. Albu's Sammlung, Bd. 6. Halle 1920.

Gruber, M. von und Rüdin, E., Fortpflanzung, Vererbung und Rassenhygiene. München (J. F. Lehmann).

Haecker, V., Phän., 1918, s. Kap. 28, S. 302.

—, Eine medizin. Formulierung d. entw. Vererbungsregel. Deutsch. Med. Woch., 1918, Nr. 5 (1918a).

—, Über Regelmäßigkeiten im Auftr. erbl. Normaleig., Anomal. u. Krankh. b. Menschen. Medizin. Klinik, 1918, Nr. 40 (1918b).

Hart, C., Konstitution u. endokrines System. Zeitschr. angew. Anat. u. Konst., Bd. 6, 1920 (vgl. Berl. klin. Woch., 1918, Nr. 37).

Lenz 1912 u. 1912a, s. Kap. 17, S. 169.

Lossen, W., Über die Vererbung familiärer Merkmale usw. D. Zeitschr. Chir., Bd. 128, 1914.

Lundborg, H., Mediz.-biol. Familienforschungen. Jena 1913.

Martius 1914, s. Kap. 2, S. 17.

Meirowsky, E., Über d. Entst. d. sog. kongenitalen Mißbild. d. Haut. Arch. Derm. u. Syph., Bd. 127, 1919.

Merzbacher, L., Gesetzmäßigkeiten in der Vererbung usw. hereditär-famil. Erkrankungen. Arch. Rass. Ges. Biol., Bd. 6, 1909.

Pearson, K., Nettleship, E. and Usher, C., Monograph on albinism in man. London (Dulau) 1911.

Plate, L., Versuch z. Erklär. d. gynephoren Vererb. menschl. Erkrankungen. Arch. Rass. Ges. Biol., Bd. 8, 1911.

—, Vererbungslehre. Leipzig 1913.

Toenniessen, E., Vererbungsforschung u. inn. Medizin. Erg. inn. Med. u. Kinderheilk., Bd. 17, 1919.

VI. Abschnitt.

Morphobiologische Vererbungshypothesen.

Zweiunddreißigstes Kapitel.

Individualitätshypothese. Ungleichwertigkeit der Chromosomen.

Wie früher gezeigt wurde [1]), haben verschiedene Beobachtungen und Gedankengänge zunächst zu der Annahme geführt, daß im Kern und speziell in den beim Kernteilungsprozeß auftretenden Chromosomen die eigentliche Vererbungssubstanz eingeschlossen sei, und daß den Kernteilungsvorgängen, vor allem aber den die Befruchtung einleitenden Reifungsteilungen, eine besonders wichtige Rolle bei der Verteilung der Vererbungspotenzen auf die Nachkommen zufallen müsse. Diese hauptsächlich durch Weismann begründeten Anschauungen erhielten eine wichtige Unterstützung durch die Aufstellung der Individualitätshypothese, wonach, ähnlich wie der Kern als Ganzes, so auch die einzelnen Chromosomen relativ selbständige Individuen oder autonome Lebenseinheiten sind, die auf dem Wege der Teilung von Zellgeneration zu Zellgeneration überliefert werden.

Nach dieser durch Rabl, E. van Beneden und Boveri aufgestellten, hauptsächlich aber durch letzteren eingehend begründeten Lehre bilden also die Chromosomen, die zu Beginn der Mitose aus der „ruhenden" Kernsubstanz hervorgehen, die direkte Fortsetzung derjenigen Chromosomen, welche nach Ablauf der vorangegangenen Teilung in den Aufbau der Tochterkerne eingegangen waren, sie stellen also, abgesehen von der durch den Stoffwechsel bewirkten Substanzvermehrung und Substanzerneuerung, dieselben Individuen wie die letzteren dar [2]). Voraussetzung dieser Annahme ist natürlich, daß den bei der Teilung auftretenden Chromosomen auch im „ruhenden Kern" relativ selbständige Teile der Kernsubstanz entsprechen.

---

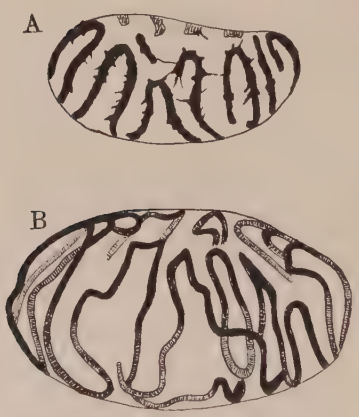
[1]) Kap. 13 u. 19.

[2]) Vgl. besonders Boveri 1904.

Der Frage, ob den Chromosomen wirklich die hier angenommene morphologische und physiologische Selbständigkeit zukommt, wird das größte vererbungstheoretische Interesse zukommen, auch dann, wenn die „Chromosomenhypothese der Vererbung", welche sich vom Boden der Individualitätslehre aus entwickelt hat, in wesentlichen Zügen abgeändert werden müßte. Es ist daher hier am Platze, auf die Begründung der Individualitätslehre etwas näher einzugehen.

Unter den Argumenten, welche zu ihren Gunsten angeführt worden sind, spielt die fast überall nachweisbare konstante spezifische Chromosomenzahl (Kap. 9), sowie die schon von Rabl hervorgehobene Tatsache der übereinstimmenden Anordnung der telophasischen und prophasischen Chromosomen eine wichtige Rolle. Wie nämlich an den Epidermiszellen von Salamandra (Fig. 121), an den Furchungszellen von Ascaris[1]) und an anderen Objekten in kaum widerlegbarer Weise gezeigt werden kann, weisen die Chromosomen, welche zu Beginn einer Kernteilung aus dem ruhenden Kern hervorgehen (Fig. 121, B), annähernd die gleiche charakteristische Stellung auf, welche die Tochterchromosomen der vorhergehenden Teilung beim Eintritt in das Kernruhestadium eingenommen hatten (A).

Fig. 121.



Telophasen und Prophasen in den Epidermiszellen von Salamandra. Nach Rabl und Boveri.

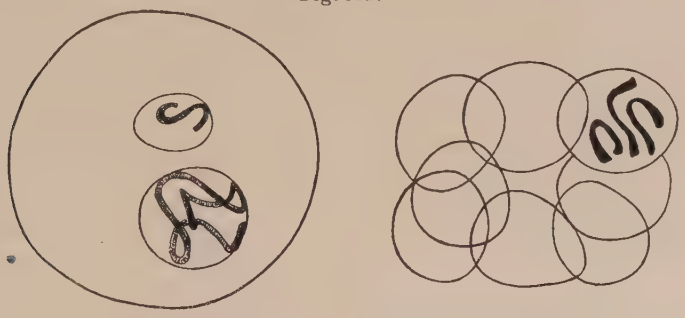
Bei dem zu den klassischen Objekten der Zellforschung gehörenden Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala) lassen sich überhaupt eine ganze Reihe von Erscheinungen nur im Sinne der Individualitätslehre deuten. Wenn z. B. das Ei der Rasse A. m. bivalens durch ein Spermatozoon der Rasse univalens befruchtet wird, so entwickelt der mütterliche Kern vor der ersten Teilung des Eies zwei lange, der väterliche ein kurzes Chromosom (Fig. 122, A), und ebenso treten auch in der ganzen Zellenfolge, welche zur Bildung der Urgeschlechtszellen führt, bei jeder Kernteilung zwei lange und ein kurzes Chromosom auf (B), eine Tatsache, welche offenbar als ein nachdrücklicher Hinweis auf eine durch die Kernruhestadien hindurch bestehende Kontinuität der väterlichen und mütterlichen Chromosomen angesehen werden darf.

Als eine weitere wertvolle Stütze der Individualitätslehre ist von verschiedenen Seiten auch auf die Tatsache hingewiesen worden, daß

[1]) Vgl. besonders Boveri 1909. Einwände sind hauptsächlich von Della Valle (1912, S. 261) erhoben worden.

namentlich in der Spermatogenese verschiedener Insekten einzelne Chromosomen von bestimmter Größe, Form und Färbbarkeit sowohl in den Spermatogonien, wie in den Spermatocyten beobachtet werden konnten, so daß wenigstens für diese besonderen Elemente

Fig. 122.

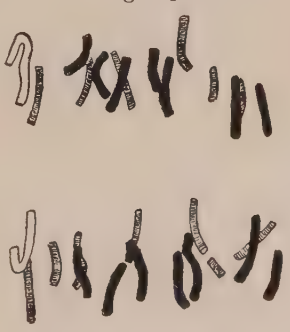


A B

Bastardbefruchtung bei Ascaris. Nach Herla.

eine Kontinuität durch mehrere Zellgenerationen hindurch kaum bezweifelt werden kann. Diese als „Heterochromosomen" bezeichneten Elemente sind schon früher (Kap. 8) besprochen worden und werden später nochmals zu behandeln sein (Kap. 35); hier soll nur darauf aufmerksam gemacht werden, daß auch bei einem der wichtigsten Objekte der Vererbungszytologie, beim Seeigel (Echinus und Strongylocentrotus), regelmäßige Formverschiedenheiten der Chromosomen beobachtet werden konnten[1]). Wenigstens treten während der Eifurchung in allen Kernteilungsfiguren zwei Chromosomen auf, deren Tochterelemente in der Metaphase durch eine charakteristische Hakenform von den übrigen Chromosomen verschieden sind (auf dem in Fig. 123 abgebildeten Schnitte ist jederseits nur ein hakenförmiges Tochterchromosom getroffen). Einer der Haken stammt beim Seeigel vom Ei-, der andere vom Spermakern. Ähnliche Beobachtungen über ein konstantes Auftreten bestimmter Chromosomentypen sind auch sonst gemacht worden, z. B. treten in den Spermatocyten I. Ordnung von Gryllus regelmäßig zwei Ringe, in den Ovocyten des Kopepoden Diaptomus castor ein dreiteiliger Ring (S. 94, Fig. 61) auf[2]). Einige

Fig. 123.



Erste Furchungsspindel von Strongylocentrotus. Nach Baltzer.

[1]) Baltzer 1909.

[2]) Baumgärtner, Biol. Bull., Vol. 8, 1904 (Gryllus); Matscheck 1910, s. Kap. 9, S. 96 (Diaptomus); Moore u. Arnold 1906, s. Kap. 6, S. 92 (Triton u. a.), sowie Haecker 1907, S. 54.

dieser Beobachtungen können allerdings so gedeutet werden, daß, ähnlich wie die verschiedenen Größenabstufungen der Chromosomen (S. 87), so auch die konstant vorkommenden Formverschiedenheiten auf einer ungleichzeitigen, nicht notwendig durch innere Verschiedenheiten der einzelnen Chromosomen-Individuen bedingten Entwickelung beruhen, wie denn z. B. eine solche ungleichzeitige Entwickelung bei den polychromosomalen Radiolarien deutlich hervortritt.

Sehr wichtige Argumente zugunsten der Individualitätslehre hat, wie schon angedeutet, auch die Zytologie der Bastarde geliefert. Nicht nur, daß vielfach bei Bastarden die aus der Summe der haploiden elterlichen Zahlen sich ergebende diploide Chromosomenzahl genau wiedergefunden wurde, vielmehr sind in einzelnen Fällen auch in den Furchungsteilungen der Bastardkeime, ja auch noch bei der Geschlechtszellenreifung der Bastarde die väterlichen und mütterlichen Chromosomen durch Form und Größe scharf unterschieden, was jedenfalls die Autonomie der beiden Gruppen als solcher beweist. Ersteres hat Moenkhaus bei Fischbastarden [1]), letzteres Rosenberg bei Drosera-Bastarden (s. unten Fig. 137) und besonders Bally bei der Kreuzung Triticum × Aegilops [2]) beobachtet.

In der regelmäßigen Anwesenheit längerer und kürzerer Chromosomen beim Mais sieht umgekehrt Kuwada [3]) eine Stütze für die Collinssche Annahme, daß unser Mais ein Bastard sei, der in prähistorischen Zeiten durch Kreuzung einer Euchlaena-Art und einer Andropogonee entstanden ist. In der Tat besitzt Euchlaena wesentlich längere Chromosomen als Andropogon.

Die Individualitätshypothese war von Anfang an mit der weiteren Hypothese verknüpft, daß die färbbaren Teile des Kernes, insbesondere die Chromatinkörnchen, die für die Lebensvorgänge wichtigste Kernsubstanz, also auch die Vererbungssubstanz bilden. Indessen steht der Individualitätshypothese in dieser Form, der sogenannten Chromatinerhaltungshypothese, vor allem die Schwierigkeit im Wege, daß vielfach im „ruhenden" Kern des unreifen Eies (Keimbläschen), abgesehen von einem großen Nucleolus, überhaupt keine färbbaren, als Chromatinkörnchen zu deutenden Substanzen wahrgenommen werden, und daß bei verschiedenen Objekten, z. B. in embryonalen Geweben der Amphibien, in jungen Eizellen der Kopepoden, sowie in manchen Pflanzenzellen [4]), der Bestand der Kerne an Chromatinkörnchen, offenbar im Zusammenhang mit dem physiologischen Zustand der Zelle, ein sehr wechselnder sein kann. Allerdings ist in einzelnen Fällen gezeigt worden, daß im „ruhenden"

---

[1]) Moenkhaus, Amer. Journ. Anat., Vol. 3, 1904 (Fig. 22 vergrößert wiedergegeben bei Haecker 1907, S. 31, und Brüel, Handw. Naturw., Bd. 10, S. 848).

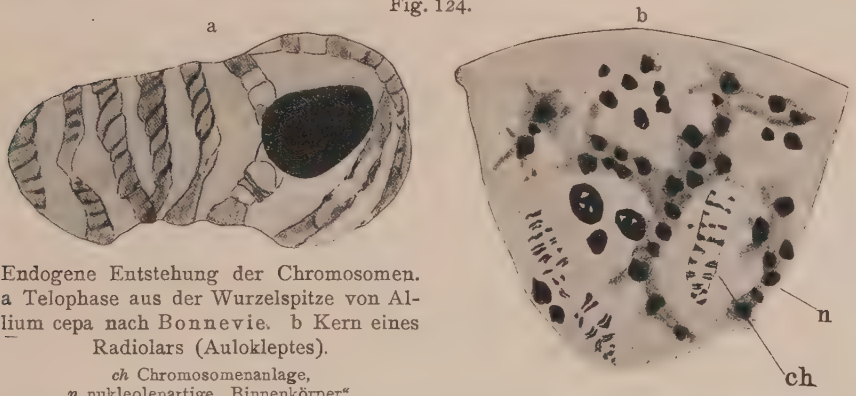
[2]) Bally 1919 (s. oben S. 199), S. 214, Taf. 2, Fig. 41.

[3]) Y. Kuwada, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, Vol. 39, 1919.

[4]) Vielfach ist eine Korrelation zwischen der Ernährungsarbeit der Zelle und der Menge der chromatischen Substanz nachgewiesen worden (Zacharias, Lily Huie, Rosenberg, Magnus). Vgl. die Literatur bei Rosenberg 1904.

Kern chromatische, d. h. durch Färbbarkeit ausgezeichnete Substanzportionen in einer der Chromosomenzahl entsprechenden Zahl fortbestehen und also die Verbindung zwischen den telophasischen und prophasischen Chromosomen herstellen („Prochromosomen", „Chromozentren", „Karyosomen")[1]), aber wohl für die meisten Objekte bleiben doch die genannten Schwierigkeiten bestehen. Sie werden von der Achromatinerhaltungshypothese durch die Annahme umgangen, daß die eigentlich aktive Substanz des Kernes durch das alveoläre Grundplasma (S. 41, Fig. 17, B, 1) repräsentiert wird, und daß die von Kerngeneration zu Kerngeneration anzunehmende Stoffkontinuität im wesentlichen auf der Fortexistenz physiologisch selbständiger Territorien dieses Grundplasmas beruht[2]). Ob sich dann die neuen Chromosomen, wie von Grégoire für die pflanzlichen

Fig. 124.



Endogene Entstehung der Chromosomen. a Telophase aus der Wurzelspitze von Allium cepa nach Bonnevie. b Kern eines Radiolars (Aulokleptes).
ch Chromosomenanlage,
n nukleolenartige „Binnenkörper".

Zellen angenommen wird, einfach durch Kontraktion der einzelnen Kernterritorien bilden oder ob sie, was für tierische Objekte wahrscheinlicher ist, innerhalb der letzteren (endogen) in Gestalt von lokalen (stäbchen- oder spiralfadenartigen) Verdichtungen ihre Entstehung nehmen und also zu den Kernterritorien des ruhenden Kernes, bzw. zu den alten Chromosomen im Verhältnis der Tochter zur Mutter oder der Bakterienspore zum mütterlichen Bakterium stehen[3]), jedenfalls hängt ihre Grundsubstanz durch den Kernruhezustand hindurch kontinuierlich mit derjenigen der alten Chromosomen zusammen und der ruhende Kern würde demnach als

[1]) Vgl. Rosenberg 1904 (Capsella), 1909 (Drosera u. a.); Laibach, Beih. Bot. Centralbl. (1), Bd. *22*, 1907; H. Lundegärdh, Das Karyotin im Ruhekern usw., Arch. Zellf., Bd. 9, 1912; H. Stieve, Sitzber. Ges. Morph. Phys. München 1913 (Ovocyten des Haushuhns) u. Anat. Anz., Bd. 52, 1920 (O. des Grottenolms, Proteus). Der Lundegärdhsche Ausdruck Karyosomen ist in der Zoologie bereits vergeben: es werden darunter die großen, nucleolus-artigen „Binnenkörper" vieler Protozoenkerne verstanden.

[2]) Vgl. Kap. 5.

[3]) Haecker 1904; 1907, S. 26.

ein Kompositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Teilkernen oder Kernplasmaterritorien bestehen[1]).

Für die endogene Entstehung spricht die bei manchen Objekten gemachte Beobachtung, daß sich die neuen, für die folgende Teilung bestimmten Chromosomen schon am Schluß der vorhergehenden Teilung als oberflächliche, spiralige Verdichtungen der telophasischen Chromosomen bemerkbar machen. Bilder dieser Art sind von Bonnevie in den Wurzelspitzenkernen von Allium (Fig. 124, a), von Bonnevie und Vejdovsky in den Furchungskernen von Ascaris, von K. C. Schneider beim Salamander gefunden worden und erinnern sehr an die Verhältnisse bei den Radiolarien, wo die ersten Anlagen der Chromosomen als feine Doppelspiralen erscheinen, welche die peripheren Schichten von rundlichen, deutlich abgegliederten Portionen des Karyoplasmas einnehmen (Fig. 124, b)[2]).

Eine wertvolle Stütze für die Auffassung des Kernes als eines Kompositums von Teilkernen gewährt die Beobachtung, daß bei den ersten Teilungen tierischer Eier[3]) die Tochterchromosomen zunächst zu bläschenförmigen Gebilden, den Karyomeren Fols (Idiomeren), anschwellen, welche, indem sie in bestimmtem Rhythmus oder in mehr unregelmäßiger Weise miteinander konfluieren, die Tochterkerne liefern (S. 44, Fig. 19). In einem Falle, bei der Eifurchung einer Milbe (Pediculopsis graminum), konnte durch mehrere Zellgenerationen hindurch ein kontinuierlicher Fortbestand der Karyomeren beobachtet werden[4]).

Alles in allem lassen sich so viele Beobachtungen zugunsten der Individualitätshypothese anführen, daß sie jedenfalls zurzeit zu den am besten begründeten zelltheoretischen Anschauungen gehört und, wie Boveri hervorgehoben hat, nicht mehr lediglich den Charakter einer Arbeitshypothese, sondern den einer gut fundierten Theorie besitzt.

Jedenfalls steht ihr keine Gegenhypothese gegenüber, welche in gleicher Weise wie die Individualitätslehre allen Beobachtungen gerecht wird. Dies gilt besonders auch für Delages Regulationshypothese und für Ficks und Della Valles Manövrierhypothese. Nach ersterer würde die Chromosomenzahl eine spezifische Funktion des Protoplasmas, speziell des Eiplasmas sein, und demgemäß sollen abnorme Chromosomenzahlen, wie sie z. B. bei künstlich bewirkter parthenogenetischer Entwickelung infolge des Ausfalles der Kernkopulation zustande kommen können, auf Grund einer selbst-

---

[1]) Haecker 1900, s. Kap. 8, S. 88.

[2]) Vgl. K. Bonnevie, Arch. Zellf., Bd. 1, 1908, Bd. 9, 1913; Vejdovsky 1912; K. C. Schneider, Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 1, 1910; Haecker 1908, S. 680. Gegen Bonnevie ist Cl. Müller, Arch. Zellf., Bd. 8, 1912, aufgetreten. Die spiralfadenartigen Bildungen im Kernfadenknäuel der Speicheldrüse von Chironomus (Lit. bei Alverdes, Arch. Zellf., Bd. 9, 1912, und Zool. Anz., Bd. 42, 1913) und die spiraligen Strukturen verschiedener Bakterien (Schaudinn, Arch. Prot., Bd. 1, 1902; Swellengrebel, Centralbl. Bakt., Bd. 49, 1909; Dobell, Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. 56, 1911) können vielleicht herangezogen werden.

[3]) Vgl. die Zusammenstellung bei Montgomery 1901.

[4]) E. Reuter 1909.

regulatorischen Fähigkeit des Eiplasmas wiederhergestellt werden. Die Konstanz der Chromosomenzahl könne also nicht als ein Beweis für die Richtigkeit der Individualitätshypothese angesehen werden. Einen etwas abweichenden Standpunkt haben Fick und in ähnlicher Weise Della Valle eingenommen. Ersterer betrachtet mit Weismann, Boveri und anderen die einzelnen Chromatinkörnchen als Träger oder Aggregate der hypothetischen Vererbungseinheiten, er hält aber die Chromosomen, in welchen die Chromatinkörnchen während der Kernteilung miteinander verbunden sind, nicht für wichtige, von Zellgeneration zu Zellgeneration sich erhaltende Individuen, sondern nur für „taktische Formationen" oder „mobile Manövrierverbände", die nur dann auftreten, wenn es auf die regelrechte Verteilung des Chromatins ankommt.

Gegenüber der Anschauung Delages ist darauf hinzuweisen, daß die ihm als Ausgangspunkt dienenden Beobachtungen über eine Restitution der vollen (diploiden) Chromosomenzahl bei parthenogenetischen Eiern, von denen er ausgegangen ist, nicht bestätigt werden konnten[1]), während mit den Annahmen Ficks die Befunde am Ascaris-Ei (Fig. 122) und die Beobachtungen über die Heterochromosomen kaum vereinbar sind[2]).

Die Individualitätshypothese hat von seiten Boveris eine in vererbungstheoretischer Hinsicht wichtige Weiterbildung erfahren in Gestalt der Hypothese von der qualitativen (essentiellen, physiologischen) Verschiedenheit der Chromosomen.

Während nämlich nach Weismann sämtliche Chromosomen eines Geschlechtskernes jeweils die Anlagen sämtlicher Arteigenschaften enthalten und gewissermaßen nur individuelle Unterschiede aufweisen (S. 185), ist Boveri zu der Vorstellung gelangt, daß die Chromosomen in bezug auf ihre Funktion ungleichwertig sind.

Boveri geht von Beobachtungen an disperm, d. h. mit zwei Samenzellen befruchteten Seeigeleiern aus. Sei n die normale Chromosomenzahl der Echinuseier (vgl. S. 89), so werden bei doppeltbefruchteten Eiern die Spalthälften der $3 \times \frac{n}{2}$ Chromosomen der drei Geschlechtskerne bei dem simultanen Zerfall in vier Blastomeren, wie er bei der ersten Furchung dispermer Eier häufig auftritt, in unregelmäßiger und durchaus zufälliger Weise verteilt werden. Die Blastomeren werden also in ihrem Chromatinbestand ungleichwertig sein (Fig. 125).

Seien die Chromosomen des Eikerns a_1, b_1, c_1, d_1, die des einen Spermakerns a_2, b_2, c_2, d_2, die des anderen a_3, b_3, c_3, d_3, so wird, wenn durch Verdoppelung der von den beiden Spermien mitgebrachten Centrosomen vier Pole entstehen, jedes der längsgespaltenen 12 Chromosomen $\left(\frac{a_1}{a_1}, \frac{b_1}{b_1} \cdots\right)$ ganz nach Zufall zwischen zwei

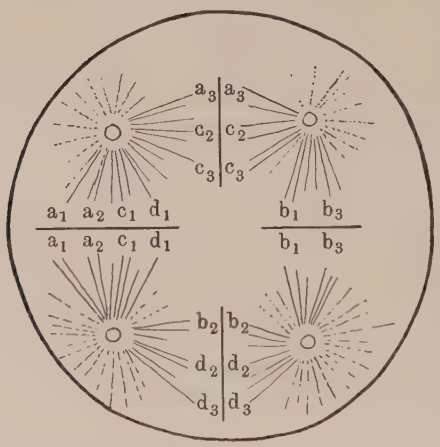
[1]) Boveri 1902. Vgl. auch E. Bataillon, Arch. Zool. Exp. (5), Tom. 5, S. 107, 1910. Siehe oben S. 91.

[2]) Vgl. Boveri 1907, 1909.

der vier Pole gebracht werden (Fig. 125). Dementsprechend werden, wenn sich die Vierteilung des Eies vollzieht, die vier Blastomeren einen ganz verschiedenen Bestand an Tochterchromosomen erhalten.

Werden nun die vier Blastomeren künstlich voneinander gelöst und zu selbständiger Weiterentwickelung gebracht, so entstehen, wie die Erfahrung zeigt, pathologische Derivate, und zwar von ungleicher Entwickelungsfähigkeit und Beschaffenheit. Eine Störung im **Zellprotoplasma** kann nun als Ursache für den pathologischen Zustand nicht in Frage kommen. Denn da bei der simultanen Vierteilung die vier Blastomeren in ihren Protoplasma-Eigenschaften nach Boveri gleichwertig sind, so hätten bei einer plasmatischen Störung Derivate von gleicher Beschaffenheit resultieren müssen. Die Derivate sind aber, wie gesagt, ungleichwertig, und diese Tatsache kann nach Boveri nur darauf beruhen, daß bei der simultanen Teilung die vier Blastomeren einen ungleichen Chromatinbestand erhalten haben. Unter Berücksichtigung aller näheren Verhältnisse kommt dann Boveri zu dem weiteren Schluß, daß es nicht die ungleichen und zum Teil verminderten **Zahlen** der Chromosomen sein können, welche die Bildung ungleichwertiger Derivate hervorrufen: denn die Möglichkeit, kernlose Eifragmente durch Befruchtung, sowie unbefruchtete Eier durch künstliche Agenzien zur Entwickelung zu bringen (Merogonie bzw. künstliche Parthenogenesis), beweist, daß die Chromosomenzahl sogar auf die Hälfte vermindert werden kann und dennoch normale Larven entstehen. Es ergibt sich also, daß die Variationen, die bei der Entwickelung dispermer Keime auftreten, nur auf einer wechselnden **Kombination** von Chromosomen beruhen können, daß also die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten besitzen müssen[1]).

Fig. 125.



Verteilung der Chromosomen bei der simultanen Vierteilung disperm befruchteter Seeigeleier. Frei nach Boveri.

Ausgehend von diesen Befunden und Erwägungen, sowie unter Berücksichtigung der bei den Chromosomen anderer Objekte beobachteten regelmäßigen Größenabstufungen (S. 86, Fig. 59) und der Beobachtungen über die Heterochromosomen, stellt sich also Boveri vor, daß die Chromosomen eines Kernes physiologisch (essentiell)

[1]) Vgl. Boveri 1902, 1904. Vgl. Baltzer 1910 (s. Kap. 7, S. 76), S. 603.

ungleichwertig sind, und daß für die normale Entwickelung des Embryos eine bestimmte Kombination nötig ist.

Bezüglich der Eindeutigkeit von Boveris Beobachtungen und der Sicherheit seines logischen Eliminationsverfahrens, durch welche andere Erklärungsmöglichkeiten ausgeschlossen werden sollen, sind verschiedene Einwände erhoben worden[1]). Indessen konnte bisher nichts wirklich Entscheidendes vorgebracht werden, und man wird also in den Ergebnissen Boveris einen nachdrücklichen Hinweis auf das Vorhandensein physiologischer Ungleichwertigkeiten der Chromosomen sehen dürfen[2]).

Einer Verallgemeinerung der Ergebnisse dürften allerdings vor der Hand noch erhebliche Bedenken im Wege stehen. Bei Objekten mit einer so enormen Chromosomenzahl, wie es die Radiolarien sind (S. 46, Fig. 22, S. 92), ist an eine qualitative Verschiedenheit der Chromosomen schwerlich zu denken. Welche Schwierigkeiten ergeben sich ferner bei der Vorstellung, „daß die Anlagen so verschiedener Formen wie der Weinbergschnecke, der Feuerwanze (Pyrrhocoris), des Salamanders und der Lilie jedesmal auf die gleiche Anzahl von Chromosomen, nämlich auf 24, verteilt sein sollen; und wie würde es zu erklären sein, daß gerade die Zahlen 12, 16, 24 so häufig wiederkehren“[3])?

Andererseits muß aber, sobald man sich auf den Boden des Individualitätsgedankens stellt, im Hinblick auf das in der Organismenwelt überall gültige Prinzip der Arbeitsteilung eine funktionelle Verschiedenheit auch der Chromosomen von vornherein als wahrscheinlich erscheinen. So wäre es z. B. möglich, daß ein sukzessiver Abbau der Chromosomen, wie er innerhalb der Gattung Cyclops Hand in Hand mit der zunehmenden Entfernung von den primitiven Typen geht (S. 94), nicht ausschließlich auf eine Verminderung der Kernsubstanzmasse hinzielt, daß vielmehr, ähnlich wie bei metamer gegliederten Tieren die Abnahme der Segmentzahl vielfach mit einer Arbeitsteilung der Segmente verbunden ist, auch die Chromosomen im Laufe der Stammesgeschichte eine morphologische und physiologische Differenzierung erfahren können. Namentlich bei Formen mit einer sehr geringen Chromosomenzahl, wie es z. B. das berühmte Morgansche Objekt Drosophila ist, wird man sich denken können, daß eine Arbeitsteilung und Differenzierung in hohem Maße durchgeführt ist und daß also die Anschauungen Morgans und seiner Schüler, von denen später die Rede sein wird, mindestens einen richtigen Wahrheitskern enthalten.

---

[1]) Vgl. Driesch, Erg. An. u. Entw., Bd. 14, 1905, S. 628; Rabl 1906, S. 68; Fick 1907; Della Valle 1910 (s. Kap. 7, S. 76), S. 603.

[2]) Vgl. Driesch, Erg. An. u. Entw., Bd. 17, 1909, S. 31; Godlewski 1909, S. 229.

[3]) Haecker 1904, S. 233; 1907, S. 60.

Daß aber auch bei sehr geringer Chromosomenzahl nicht immer eine weitgehende Differenzierung anzunehmen ist, scheint aus Befunden von Rosenberg bei der Komposite Crepis hervorzugehen. Er beobachtete bei C. Reuteriana, welche nur 3 haploide Chromosomen besitzt, verhältnismäßig sehr häufig (in 30 Proz. aller Kerne!) eine unsymmetrische Verteilung der Chromosomen bei der ersten Reifungsteilung und glaubt, daß die Formen mit 3 und 5 Chromosomen in der Weise entstanden seien, daß auf Grund einer derartigen unregelmäßigen Verteilung in einer vierchromosomigen Art Pollen- und Eizellen mit 3 und 5 Chromosomen gebildet wurden. Würde nun tatsächlich, wie dies hier der Fall zu sein scheint, bei so wenigchromosomigen Formen das Übertreten eines Chromosoms an den unrichtigen Pol ohne große Bedeutung für die Keimzelle sein, so wäre daraus zu folgern, daß eine weitgehende qualitative Verschiedenheit der Chromosomen nicht besteht.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 32.

Baltzer, F., Die Chromosomen von Strongylocentrotus usw. Arch. Zellf., Bd. 2, 1909.
Bonnevie, Kristine, Chromosomenstudien I. Ebenda, Bd. 1, 1908.
—, Über d. Strukt. u. Genese d. Asc. Chromos. Ebenda, Bd. 9, 1913.
Boveri, Th., Zellenstudien II und III. Jena 1888 und 1890.
—, Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkernes. Verh. Phys.-Med. Ges. Würzb. (N. F.), Bd. 35, 1902.
— 1904, s. Kap. 5, S. 48.
—, Zellenstudien VI. Jena 1907.
—, Die Blastomerenkerne von Ascaris usw. Arch. Zellf., Bd. 3, 1909.
Delage, Y., Ét. exp. sur la matur. cytoplasmique etc. Arch. Zool. exp. (3), Vol. 9, 1901.
Della Valle, P., 1909, s. Kap. 9, S. 96; 1912, s. Kap. 5, S. 49.
—, La continuità delle forme di divisione nucleare etc. Ebenda, Vol. 5, 1911.
Fick, R., 1905, s. Kap. 13, S. 131.
—, Vererbungsfragen usw. Erg. Anat. u. Entw., Bd. 16, 1907 (vgl. auch Arch. Zellf., Bd. 3, 1909).
Godlewski, E., 1909, s. Kap. 2, S. 8.
Grégoire, V., et Wygaerts, A., 1903, s. Kap. 5, S. 49.
Haecker, V., 1900, s. Kap. 8, S. 88.
—, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung, Zool. Jahrb., Suppl., Bd. 7, 1904.
— 1907 (Chrom. Ver.), s. Kap. 4, S. 39.
— 1908 (Tiefs.-Rad.), s. Kap. 4, S. 30.
Herla, V., Études des variations de la mitose chez l'ascaride még. Arch. Biol., Vol. 13, 1893.
Rabl, C., Über Zellteilung. Morph. Jahrb., Bd. 10, 1885.
— 1906, s. Kap. 13, S. 131.
Rosenberg, O., Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreiche. Flora, Bd. 93, 1904.
—, Über den Bau des Ruhekerns. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 3, 1909.
—, Chromosomenzahlen usw. in d. Gatt. Crepis. Ark. f. Bot., Bd. 15, 1918.
Vejdovsky, F., Zum Problem d. Vererbungsträger. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag 1912.

Dreiunddreißigstes Kapitel.

Das Reduktionsproblem[1]).

Kein anderer Zweig der Zellenlehre hat von Anfang an in so enger Verbindung mit der Fortentwickelung der vererbungstheoretischen Anschauungen gestanden und hat von dieser Seite so viele befruchtende Impulse empfangen, wie die Erforschung der Reifungsteilungen. Nachdem Weismann (1887) von theoretischen Erwägungen aus zu der Forderung einer in der Reifungsperiode vor sich gehenden Reduktion der Chromosomenzahl gelangt war[2]), haben die regelmäßigen Zahlenabstufungen, welche die Chromosomen unmittelbar vor und während jener Periode aufweisen, und das Zustandekommen dieser Verhältnisse den Gegenstand von Hunderten von Untersuchungen an den verschiedensten tierischen und pflanzlichen Objekten gebildet. Als dann nach einigen Jahren, angesichts der zahlreichen, scheinbar unüberwindlichen Schwierigkeiten, welche sich der endgültigen Entscheidung mancher strittiger Punkte entgegenzustellen schienen, das Interesse zu erlahmen begann und beinahe eine Art von Resignation Platz greifen wollte, hat zu Anfang dieses Jahrhunderts die plötzlich sich eröffnende Aussicht, die eigentümlichen bei der Reifung hervortretenden Chromosomenverteilungen zu den Mendelschen Spaltungsprozessen in eine engere Fühlung zu bringen, den Gegenstand aufs neue in den Vordergrund des zytologischen Interesses gerückt. Auch heute sind wir freilich von der vollkommenen Lösung des Reduktionsproblems noch weit entfernt und auch eine endgültige Klarlegung der Beziehungen zwischen dem Reduktions- und Vererbungsproblem wird erst dann möglich sein, wenn eine größere Reihe von Objekten, welche gleichzeitig in deskriptiv- und experimentell-zytologischer, in variations- und vererbungsgeschichtlicher Hinsicht einigermaßen günstige Untersuchungsbedingungen darbieten, eine nach jeder Richtung hin möglichst erschöpfende Bearbeitung erfahren hat.

---

[1]) Vgl. Kap. 9 (Chromosomenzahl bei der Reifung), Kap. 10 (Phylogenie der Reifungsteilungen), Kap. 19 (Postulat der Reduktionsteilung).

[2]) Siehe oben S. 183.

a) Das Zahlengesetz der Diakinese.

In einem Punkte besteht jedenfalls bei Zoologen und Botanikern vollkommene Übereinstimmung. Wie wir gesehen haben (S. 91), kann als fundamentale Regel ausgesprochen werden, daß bei den höheren Tieren und Pflanzen die Zahl der **komplexen** Chromosomengruppen, die in den Prophasen der ersten Reifungsteilung, speziell in der „Diakinese" (S. 98), hervortreten, also die Zahl der sogenannten Vierergruppen oder Tetraden und ihrer Homologen, **halb so groß** ist als die „normale", **„diploide"** Zahl der Chromosomen, wie sie einerseits in den Teilungen der Spermatogonien und Ovogonien, andererseits in den Embryonal-, besonders in den Keimbahnzellen zum Vorschein kommt. Entsprechend diesem Zahlengesetz der Diakinese beträgt z. B. bei der Spermatogenese und Ovogenese von Ascaris die Zahl der Viererstäbchen, welche zu Beginn der Reifungsperiode beobachtet wird, bei der Rasse bivalens 2 (S. 184, Fig. 89, B), während die Normalzahl, wie sie z. B. nach der Befruchtung im Ei- und Samenkern zusammen (S. 70, Fig. 43) gefunden wird, sich auf 4 beläuft.

Wie der Name Vierergruppen oder Tetraden besagt, läßt sich ferner in den allermeisten Fällen eine Zusammensetzung dieser komplexen Gebilde aus mindestens vier Einheiten nachweisen, und da ferner die vier Einheiten jedes Komplexes im Verlaufe der beiden Reifungsteilungen auf die definitiven Fortpflanzungszellen verteilt werden, so kommt eine numerische Reduktion oder Halbierung der Chromosomenzahl im Laufe der Reifungsperiode zustande, derart, daß die Kerne der Fortpflanzungszellen bei der Vorbereitung zur ersten Eiteilung je nur noch die Hälfte derjenigen Zahl enthalten, welche in den Spermatogonien und Ovogonien auftrat, d. h. die „reduzierte" oder **„haploide"** Zahl. Durch die Kopulation der beiden haploiden Geschlechtskerne wird im jungen Keim die normale oder diploide Zahl wiederhergestellt.

Es ergeben sich also folgende Verhältnisse:

Spermatogonien und Ovogonien	n Einheiten
Spermatocyten und Ovocyten erster Ordnung . .	$\frac{n}{2}$ Komplexe $= \frac{n}{2} \cdot 4$ Einheiten
Spermatocyten und Ovocyten zweiter Ordnung . .	$\frac{n}{2} \cdot 2$ Einheiten
Samen- und Eizelle	$\frac{n}{2}$ Einheiten
Befruchtetes Ei (Ei- + Samenkern)	n Einheiten

b) Homologie der komplexen Chromosomengruppen.

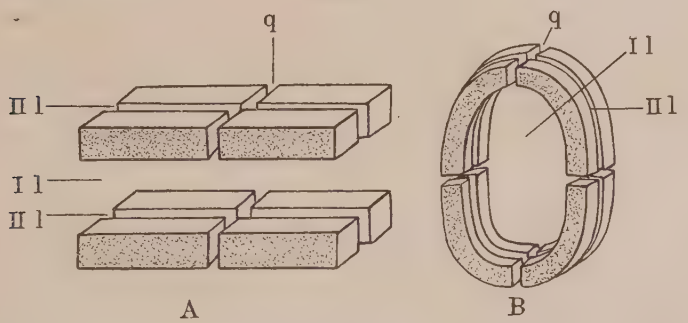
Als der Niederschlag zahlreicher außerordentlich mühevoller Untersuchungen, welche im Laufe der beiden letzten Jahrzehnte an den verschiedensten zoologischen und botanischen Objekten ausgeführt

worden sind und die Feststellung der Entstehungsweise der komplexen Chromosomengruppen zum Gegenstand hatten, hat sich, wie ich glaube, folgendes ergeben.

Man geht am besten wohl von der Tatsache aus, daß bei einer Reihe von Formen die „Komplexe" der ersten Teilung nicht bloß eine Vierteiligkeit, sondern sogar eine Achtteiligkeit erkennen lassen. Dies ist z. B. bei der ersten Reifungsteilung der Kopepoden der Fall, bei welchen entweder **Doppelstäbchen** (Fig. 126, A), deren durch einen „primären Längsspalt" (*II*) getrennte Einzelstäbchen quergekerbt (*q*) und gleichzeitig „sekundär längsgespalten" (*III*) sind, oder vierteilige, ebenfalls sekundär längsgespaltene **Ringe** (Fig. 126, B) auftreten (Matscheck).

Nun läßt sich aber für die Kopepoden mit Sicherheit nachweisen, daß die quergekerbten Doppelstäbchen und vierteiligen Ringe ein-

Fig. 126.



Achtergruppe (A) und Achterring (B) bei Kopepoden. Nach Matscheck.
q Querspalt. *II* und *III* primärer und sekundärer „Längsspalt".

ander homolog sind, daß insbesondere die durch Kerben (*q*) getrennten Hälften der Einzelstäbchen den Viertelbögen der Ringe und der „sekundäre" Längsspalt der Einzelstäbchen (*III*) demjenigen der Ringe entspricht [1]).

Bei diesen achtteiligen Komplexen oder Ditetraden der Kopepoden ist nun offenbar die Gliederung am weitesten ausgebildet, und auf sie können, wie mir scheint, sämtliche übrigen bei zoologischen und botanischen Objekten gefundenen Bilder unschwer zurückgeführt werden.

Entweder kommt nämlich in den Pro- und Metaphasen, teilweise auch in den Anaphasen der Teilung nur der sekundäre Längsspalt, nicht aber die Querkerbe zum Vorschein. Dann liegen Bilder vor, wie sie bei den Orthopteren (Fig. 127, a), bei den Lilien (Fig. 127, b) usw. beobachtet worden sind. Die Chromosomenkomplexe („gemini") bestehen dann aus je einem

[1]) Vgl. Rückert und Matscheck.

Paar von parallel gelagerten oder umeinander gedrehten Fäden oder Stäbchen (Einzelfäden oder -stäbchen, chromosomes-filles I bei Grégoire u. a.), welche ihrerseits mehr oder weniger deutlich „sekundär

Fig. 127.

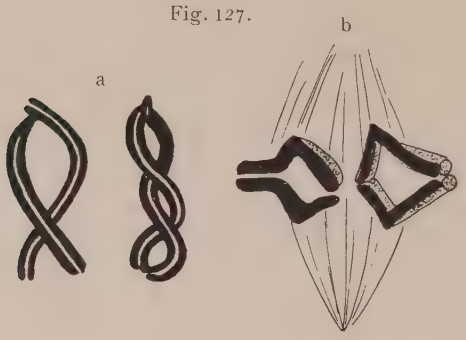
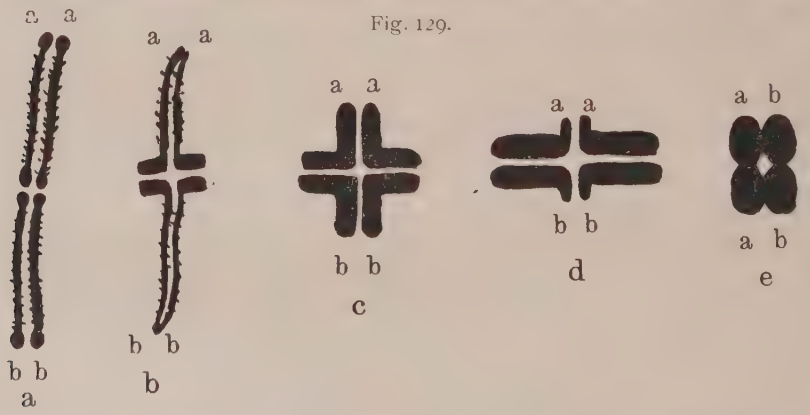


Fig. 128.

Fig. 127. „Sekundär längsgespaltene" Doppelfäden a aus den Spermatocyten von Stenobothrus (nach Davies), b bei der Pollenbildung von Allium fistulosum (nach Strasburger). Fig. 128. Anaphasen der heterotypischen Teilung im Salamanderhoden. Nach Flemming.

längsgespalten" sind und demnach aus zwei dicht aneinander gelagerten Einheiten niedrigerer Ordnung (chromosomes-filles II) zusammengesetzt erscheinen. Mitunter, so bei Salamandra, tritt der „sekundäre Längsspalt" erst während der Metaphase hervor (Fig. 128).

Fig. 129.



Umwandlung der quergekerbten Doppelfäden von Syromastes in Vierergruppen (vor dem Stadium e erfolgt die Einstellung in die Teilungsfigur, wobei die kurzen Arme der Kreuze in die Äquatorebene zu liegen kommen). Nach Groß.

Oder es tritt im Verlaufe der ersten Teilung eine Querkerbe oder wenigstens eine charakteristische Knickung der Einzelstäbchen auf, dagegen kommt die „sekundäre Längsspaltung" während

der ersten Teilung überhaupt nicht zur Ausbildung. Dann liegen quergekerbte Doppelfäden oder -stäbchen (Fig. 129, a), vierteilige Ringe (S. 99, Fig. 63, C—D), Kreuzfiguren mit gleich langen oder ungleichen Armen (Fig. 129, b—d) oder Viererkugeln (Fig. 129, e) vor.

Die Ringe entstehen durch Endverklebung der Einzelfäden oder Einzelstäbchen, die Kreuzfiguren durch die in Fig. 129, a—d dargestellte Verlagerung der Hälften der Einzelstäbe, die Viererkugeln durch Verkürzung und Verdichtung der Teilstücke.

Alles in allem können also im Verlauf der verschiedenen Phasen der ersten Teilung drei verschiedene Haupttypen von komplexen Chromosomen auftreten:

I. Achtteilige (quergekerbte **und** „sekundär längsgespaltene") Komplexe, Oktaden und Ditetraden, z. B. in der Ovogenese der Kopepoden (Fig. 126) und in derjenigen von Ascaris canis [1]).

II. Vierteilige („sekundär längsgespaltene") Komplexe, Längstetraden, z. B. bei Orthopteren und Lilien (Fig. 127, a und b), bei Ei- und Samenbildung von Anneliden (Dehorne), nach früherer Darstellung auch bei Ascaris megalocephala.

III. Vierteilige (quergekerbte) Komplexe, Quertetraden, z. B. die Kreuze und Viererkugeln bei der Samenbildung von Orthopteren und Hemipteren (Fig. 129, e).

c) Entstehung und Zerlegung der komplexen Chromosomen.

Es fragt sich nun weiter, in welchem Verhältnis stehen die prophasischen Komplexe zu den Chromosomen der Spermatogonien und Ovogonien und wie kommt insbesondere der Übergang der Zahl n in die Zahl $\frac{n}{2}$ zustande? Spielen dabei die nämlichen Prozesse, wie bei den gewöhnlichen (somatischen) Kernteilungen, oder Vorgänge von irgend einer besonderen Art eine Rolle?

Nach einer heute fast allgemein anerkannten Anschauung, zu welcher O. vom Rath, ich selbst und Rückert auf verschiedenen Wegen gelangt sind [2]), sind die Komplexe zunächst als **zweiwertige, bivalente** [3]) Chromosomen aufzufassen, deren Eigentümlichkeiten auf einer engen paarweisen Verbindung, **Syndese** oder **Konjugation** [4])

[1]) Vgl. Marcus, Arch. mikr. Anat., Bd. 68, 1906 (besonders Taf. 30, Fig. 34). Ähnliches fand Tretjakoff, ebenda, Bd. 65, 1904 (Taf. 21, Fig. 7) in den Ovocyten von Ascaris megalocephala und Öttinger (s. Kap. 6, S. 62) in den Spermatocyten der Myriapoden.

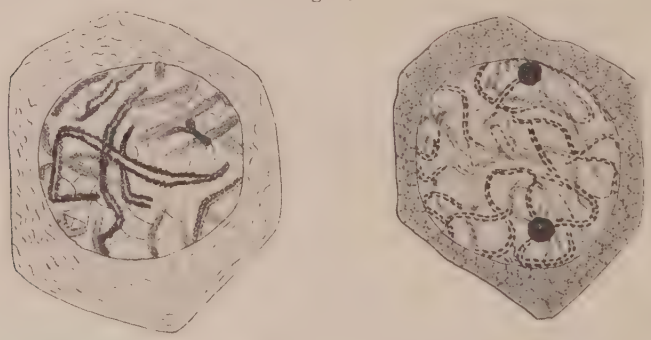
[2]) vom Rath 1892, Haecker 1892, Rückert 1894, 1894a.

[3]) Der Ausdruck bivalent hat hier einen anderen Sinn als in der Bezeichnung Ascaris megalocephala bivalens (s. oben S. 89). Vgl. Haecker, Arch. mikr. Anat., Bd. 41, 1893, S. 484

[4]) Vgl. Haecker 1904, S. 200; 1907, S. 73 ff. Der Ausdruck Syndese ist allgemeiner, voraussetzungsloser, während man bei der Bezeichnung Konjugation (Konjunktion nach Miss Digby) an einen geschlechtlichen Vorgang, in unserem

der spermatogonialen und ovogonialen Elemente beruhen, sei es, daß der kontinuierliche (vielfach schon längsgespaltene) Chromatinfaden, welcher bei einzelnen Objekten in der Knäuelphase der ersten Reifungsteilung beobachtet wird (Fig. 130, A und B), beim Übergang in die Diakinese eine unvollständige Segmentierung erfährt, indem ein Querteilungsschritt unterbleibt, sei es, daß eine paarweise Vereinigung ursprünglich getrennter Elemente noch in den Endstadien der letzten spermatogonialen und ovogonialen Teilung oder in den Prophasen der ersten Reifungsteilung stattfindet. Die Herabsetzung der Zahl n auf die Zahl $\frac{n}{2}$ findet also nicht etwa auf dem Wege einer teilweisen Resorption der spermatogonialen und ovogonialen Elemente statt, sondern ist nur eine scheinbare, also eine **Schein-** oder **Pseudoreduktion**[1]), wie jetzt allgemein gesagt wird.

A Fig. 130. B



Kontinuierliches längsgespaltenes Spirem: A Aus den Spermatocyten erster Ordnung des Salamanders. Nach Flemming. B Aus der Pollenmutterzelle von Lilium. Nach Farmer und Moore.

Die hauptsächlich in Frage kommenden prophasischen Stadien der ersten Spermatocyten- und Ovocytenteilung werden nach dem Vorgang von Winiwarter vielfach in folgender Weise unterschieden: Leptonema-Stadium (leptotaenes Stadium mit einfachen dünnen Fäden, Fig. 132, A), Zygonema-Stadium (zygotaenes Stadium mit doppelten dünnen Fäden, Fig. 130, B, 132, B), Pachynema-Stadium (pachytaenes Stadium mit einfachen dicken Fäden), Strepsinema-Stadium (diplotaenes Stadium, isolierte Doppelfäden mit überkreuzten Einzelfäden, = frühe Diakinese, S. 99, Fig. 63). Die als Synapsis bezeichnete einseitige Zusammendrängung der Fäden (S. 98, Fig. 62) kann bei den einzelnen Objekten im Leptonema-, Zygonema- oder Pachynema-Stadium zustande kommen. Ferner wird gegenüber der einen unregelmäßigen Knäuel darstellenden Synapsis ein Stadium unterschieden, in welchem

Falle an eine Verbindung je eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes denkt (s. unten). Der von Moore (Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. 38, 1895, S. 287) eingeführte Ausdruck Synapsis (S. 98; *συνάπτειν* zusammenfügen) ist zweideutig geworden, da man dabei in erster Linie an das morphologische Bild der einseitig zusammengedrängten Kernsubstanz (S. 98, Fig. 62; Synizesis nach Mc Clung) denkt.

[1]) Zur Entwickelung des Begriffs vgl. Haecker 1892, S. 190; Rückert 1894a, S. 541; Haecker 1895, S. 201; 1896 (s. Kap. 7, S. 77), S. 740.

die pachytaenen oder schon diplotaenen Kernschleifen mehr regelmäßig orientiert sind, indem sämtliche Schenkelenden gegen den einen, die Umbiegungsstellen gegen den anderen Kernpol gerichtet sind (Fig. 132)[1]. Dieses Stadium wird bald als Bukettstadium (Eisen), bald als zweite Kontraktion bezeichnet. Doch bestehen bezüglich aller dieser drei Begriffe noch recht viele Unklarheiten.

αα) Annahme einer Metasyndese.

Nach einer ersten Auffassung besteht nun die Syndese darin, daß entweder ein Segmentierungsschritt unterbleibt, so daß zwei hintereinander liegende Elemente miteinander verbunden erscheinen, oder daß sich je zwei der spermatogonialen oder ovogonialen Elemente in einer der vorhin erwähnten Phasen mit ihren Enden aneinander, also ebenfalls hintereinander legen[2], also eine **Metasyndese** stattfindet. Zwischen beiden Möglichkeiten ist keine scharfe Grenze zu ziehen, da ja das Unterbleiben eines Querteilungsschrittes durch eine in den vorhergehenden Telophasen erfolgte engere Verbindung zweier benachbarter Chromosomen vorbereitet sein kann. Beim letzteren Modus, bei der Metasyndese im engeren Sinne, würde ein Spezialfall vorliegen einer sehr weit verbreiteten Erscheinung, nämlich der in den Prophasen der Kernteilungsprozesse häufig hervortretenden Neigung der Chromosomen zur Endverklebung, Agglutination oder Kettenbildung[3]. Die Naht kann durch eine Querkerbe (Fig. 126, A, *q*) angedeutet sein, während der Spalt, der die beiden bivalenten Elemente voneinander trennt (*Il*), dem Längsspalt des prophasischen Doppelfadenknäuels (Fig. 130) entspricht.

Werden die von den spermatogonialen und ovogonialen Teilungen übernommenen Chromosomen durch *a*, *b*, *c*, *d* ... und nach vollzogener „primärer Längsspaltung" durch $\frac{a}{a}, \frac{b}{b}, \frac{c}{c}, \frac{d}{d} \cdots$ bezeichnet, so weisen, wenn wir zunächst von dem „sekundären Längsspalt" absehen, die diakinetischen Chromosomen speziell der Kopepoden auf Grund der Metasyndese die Zusammensetzung auf:

$$\frac{a+b}{a+b'}\ \frac{c+d}{c+d}\cdots$$

oder kürzer:

$$\frac{a\,|\,b}{a\,|\,b}\ ,\quad \frac{c\,|\,d}{c\,|\,d}\ \cdots,$$

wobei der vertikale Strich die Nahtstelle der metasyndetisch verbundenen Chromosomen (Fig. 126, *q*), der horizontale den Längsspalt (*Il*) bedeutet.

---

[1]) Besonders klare Bilder eines pachytaenen Bukettstadiums scheint die Eibildung von Sagitta zu gewähren (M. Bordas, Trab. mus. nac. cienc. nat., Zool., Nr. 42, 1920).

[2]) Die amerikanischen Autoren sprechen von einer end-to-end-Conjugation, einige Forscher (Farmer, Gates u. a.) von einer Telosynapsis.

[3]) Haecker 1907, S. 111; Della Valle 1912 (s. Kap. 5, S. 49), S. 96. Vgl. auch die Kettenbildung der Gregarinen und Bakterien.

Bei der Teilung selbst könnten nun zunächst zwei Möglichkeiten verwirklicht sein: entweder könnte die erste Reifungsteilung nach dem Längsspalt erfolgen, worauf dann im zweiten Teilungsakt die bivalenten Chromosomen (ab, cd...) zerlegt und ihre Einzelchromosomen $a-b$, $c-d$... auf die Schwesterzellen verteilt würden (Fig. 131, B; Postreduktion nach Korschelt und Heider; metasyndetisch-postreduktioneller Modus), oder es geht die Zerlegung der bivalenten Elemente und damit der Reduktionsprozeß schon im ersten Teilungsschritte vor sich, während sich in der zweiten Teilung die Verteilung der Spalthälften nach dem („primären") Längsspalt vollzieht (Fig. 131, C; Präreduktion nach Korschelt und Heider; metasyndetisch-postreduktioneller Typus).

Eine Metasyndese, verbunden mit Post- oder Präreduktion, wurde für die Ovogenese der Kopepoden, der Seeplanarien[1]), Trematoden[2]), Anneliden (Ophryotrocha)[3]), Amphibien (Bufo, Proteus)[4]), sowie der Maus[5]), und für die Spermatogenese der Myriapoden[6]), Orthopteren[7]), Hemipteren[8]), Homopteren[9]) und Schmetterlinge[10]) angegeben. Botanischerseits wird nur vereinzelt Metasyndese angenommen, so für die Pollenbildung von Oenothera[11]).

Die Annahme einer Metasyndese ergab sich einerseits aus der Beschaffenheit der typischen Vierergruppen mit kugeligen Einzelelementen, die beim vom Rathschen Objekt, der Samenbildung von Gryllotalpa und in vielen anderen Fällen (vgl. S. 79, Fig. 49; S. 81, Fig. 54; S. 354, Fig. 129, e) zur Beobachtung kamen, und deren doppelte Symmetrie auf eine Entstehung durch zwei Teilungsprozesse schließen ließ, die in zwei senkrecht aufeinanderliegenden Richtungen erfolgen. Andererseits legten die Querkerben bei den Kopepoden die Ansicht außerordentlich nahe, daß hier ein Segmentierungsprozeß unterdrückt worden sei.

Indessen konnte bei einigen der in Frage stehenden Objekte nachgewiesen werden, daß die „bivalenten" Chromosomen oder biskuitartigen „Dyaden" ab, cd..., in welche die Vierergruppen

$$\begin{matrix} ab & cd \\ ab' & cd \end{matrix} \cdots$$

[1]) v. Klinckowström, Francotte, van der Stricht (s. Haecker 1899).

[2]) Schellenberg, Arch. Zellf., Bd. 6, 1911; Wassermann, Verh. Anat. Ges. 1912.

[3]) Korschelt, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 60, 1895.

[4]) Helen King, Amer. Journ. Anat., Vol. 7, 1907; H. Stieve, Arch. mikr. Anat., Bd. 93, II, 1920.

[5]) E. L. Mark, Verh. Intern. Zool. Kongr., Graz 1910.

[6]) Blackman, E. L. Mark. Vgl. Öttinger 1909 (s. Kap. 6, S. 62).

[7]) vom Rath 1892 (Gryllotalpa); Sutton (Biol. Bull., Vol. 4, 1902), Mc Clung 1905. Vgl. hierzu Granata, Arch. Zellf., Bd. 5, 1910.

[8]) Paulmier, Kath. Foot u. Strobell, Mc Gill. Vgl. dagegen Lefevre u. McGill, Amer. Journ. Anat., Vol. 7, 1908.

[9]) Stevens, Boring. Vgl. v. Baehr, Cellule, Tome 27, 1912.

[10]) Federley, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 9, 1913 (Pygaera). Vgl. indessen Seiler, Arch. Zellf., Bd. 13, 1914, und Malan, Mitt. Entomologie, Zürich 1918.

[11]) Nach Gates, Geerts u. Davis. Vgl. Gates, Bot. Gaz., Vol. 49, 1910.

bei der ersten Teilung zerlegt werden, bei der zweiten Teilung nicht nach dem Querspalt in ihre Hälfte zerlegt, sondern ebenfalls der Länge nach geteilt werden, so daß also beide Teilungen longitudinal verlaufen[1]). Insbesondere hat Matscheck für die Eireifung der Kopepoden gezeigt, daß während der ersten Teilung die quergekerbten Doppelstäbchen (Achtergruppen, S. 353, Fig. 126, A; S. 58, Fig. 32, A) nach dem „primären Längsspalt" (Fig. 126, A, *I l*; Fig. 32, B, C), und im zweiten Teilungsakt nach dem „sekundären Längsspalt" (*II l*; Fig. 32, C—E) auseinandergelegt werden (vgl. Fig. 131, A).

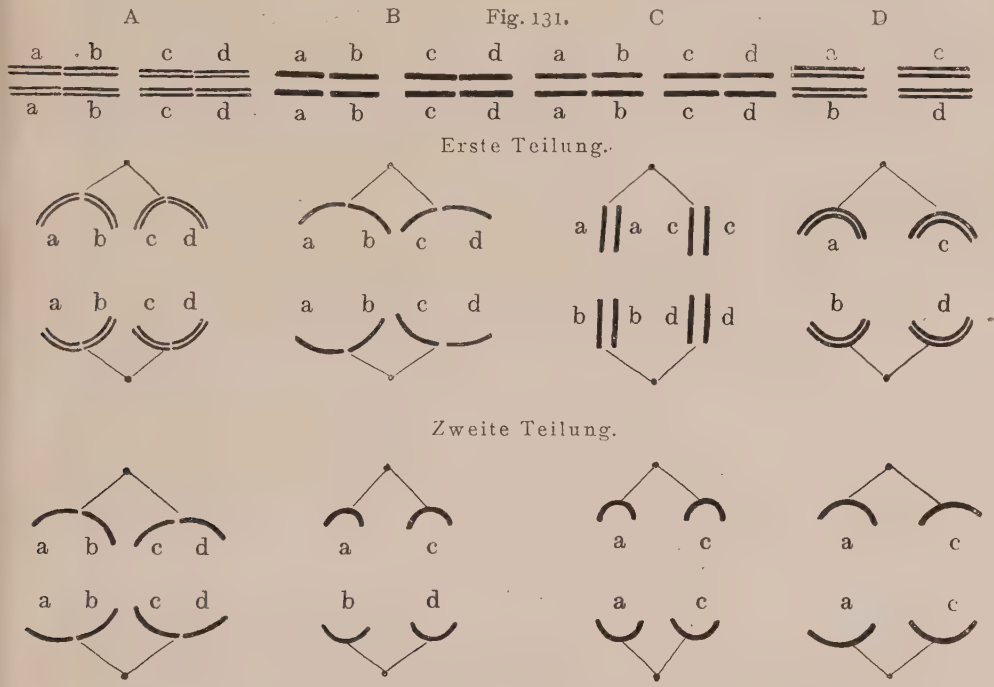


Fig. 131.

Schematische Darstellung der Reduktion.

A Metasyndetisch-eumitotischer, B metasyndetisch-postreduktioneller, C metasyndetisch-präreduktioneller, D parasyndetisch-präreduktioneller Modus.

Die Querkerbe spielt also bei der Verteilung der Kernsubstanz auf die Schwesterzellen keine unmittelbare Rolle, wenn auch allerdings gerade bei den Kopepoden ein vorübergehendes Auseinanderbrechen der Stäbchen in den Querkerben mit Sicherheit feststeht.

Auch dann, wenn der Querspalt bei dem Verteilungsakt keine unmittelbare Rolle spielen sollte, kann die Ansicht vertreten werden, daß er das Anzeichen einer metasyndetischen Paarung je zweier univalenter Chromosomen darstellt. Freilich sind dann, wenigstens für die Kopepoden, bezüglich des Reduktionsproblems einige An-

[1]) Vgl. Agar 1912, S. 286.

nahmen zu machen, die mit den gegenwärtig am meisten verbreiteten Anschauungen im Widerspruch stehen.

Eine numerische Reduktion der Chromosomen im strengen Sinne des Wortes würde nämlich bei diesem metasyndetisch-eumitotischen[1]) Modus (Fig. 131, A) bei keiner der Reifungsteilungen stattfinden, vielmehr enthalten die reifen Samen- und Eizellen je die volle, diploide Zahl, wenn auch infolge der Metasyndese und der dadurch bedingten Scheinreduktion in verkappter Form. Der befruchtete Keim erhält also faktisch die doppelte, tetraploide Zahl von Chromosomen, und die diploide Zahl wird wenigstens bei den Kopepoden erst im Verlaufe der Embryonalentwickelung oder späteren Ontogenese durch endgültige Syndese (Teleutosyndese) der beiden in der Querkerbe aneinanderstoßenden Komponenten hergestellt[2]). Bei diesem Übergang der Chromosomen aus der Zweiheit in die Einheit könnten innerhalb der Chromosomensubstanz Assimilations-, Absorptions- oder vielleicht nur Rudimentationsprozesse eine Rolle spielen.

Ausgehend von der Annahme, daß bei der Eibildung der Kopepoden die in der kurzen Zwischenphase zwischen den beiden Reifungsteilungen (Interkinese) auftretenden X-förmigen Chromosomen durch Zusammentritt je eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes entstehen, habe ich die Annahme gemacht, daß in diesem Stadium eine Auswechslung der großelterlichen Chromosomen (Symmixis) stattfindet (1902, S. 341; 1904, S. 200; 1907, S. 88, 96), eine Annahme, die gewissermaßen eine Vorläuferin der Chiasmatypie- und Faktorenkoppelungshypothese (s. unten) darstellt.

Entgegen diesen Auffassungen ist von verschiedenen Forschern auf Grund besonderer Einzelbeobachtungen die Anschauung vertreten worden, daß der Querspalt nicht als Beweis für eine in den Prophasen der ersten Teilung stattgefundenen Metasyndese angesehen werden dürfe. So kam Agar, der die Samenbildung eines Lungenfisches (Lepidosiren) untersuchte, und quer segmentierte oder eingeschnürte Chromosomen auch in den verschiedensten Larvengeweben fand, zu der Ansicht, daß die Erscheinung nichts mit Bivalenz und Reduktion zu tun habe, sondern auf einer bei allen und besonders bei kurzen Chromosomen vorhandenen Tendenz des Chromatins, nach den Enden der Chromosomen abzufließen, beruhe[3]), und daß dabei vielleicht physikalische Faktoren (elektrische Ladung, Oberflächenspannung) eine Rolle spielen. Seine Ansicht fand Agar noch durch die Beobachtung gestützt, daß bei Lepidosiren, bei dem die Chromosomen ähnlich wie bei manchen Insekten (S. 86, Fig. 59) in bezug auf die Größe eine abgestufte Reihe bilden, die Einschnürung einiger der längsten Chromosomen nicht in der Mitte, sondern an einer anderen, ganz bestimmten Stelle erfolgt, was ebenfalls gegen die Bivalenz zu

[1]) Der Ausdruck eumitotisch würde nach der Terminologie von Korschelt und Heider bedeuten, daß beide Teile typische Mitosen sind.

[2]) 1910, S. 194.

[3]) Vgl. auch von Winiwarter, Arch. Biol., Tome 27, 1912, S. 167.

sprechen scheint. Auch Sakumara, der bei Vicia Faba (Saubohne) ganz ähnliches beobachtete, hält die Einschnürung der Chromosomen für eine im Tier- und Pflanzenreich allgemein verbreitete Erscheinung, die in meiotischen und ebenso in künstlich erzeugten Vierergruppen (vgl. S. 81, Fig. 54) infolge der Verdichtung der Chromosomen besonders deutlich hervortritt. Andererseits hat Seiler (l. c.), der bei der Samenbildung eines Schmetterlings große, mehrfach gekerbte Chromosomen fand, das Erscheinen der Querkerbe als das Zeichen einer nicht durchgeführten Tendenz zur Chromosomenzersplitterung, also zur Vermehrung der Chromosomenzahl betrachtet. Indessen sind beide Erklärungen weder zwingend, noch ausreichend. Gegen die Übertragung von Agars Deutungsversuch auf die Kopepoden spricht die große Schärfe der hellen Querlinie (S. 58, Fig. 32, A u. a.), gegen Seilers Annahme die Tatsache, daß in der Gattung Cyclops die Querkerbe bei den Formen mit der kleinsten Chromosomenzahl (C. gracilis mit nur 3 diakinetischen Doppelstäbchen) genau in derselben Weise und gerade so deutlich hervortritt, wie bei solchen mit sehr großer Chromosomenzahl (C. insignis mit 11 Doppelstäbchen)[1].

So wird man denn an der Möglichkeit, daß die Querkerbe den Ausdruck einer metasyndetisch bedingten Scheinreduktion darstellt, festhalten müssen, solange nicht die entgegenstehende Theorie der parasyndetischen Verbindung auf eine wirklich sichere Grundlage gestellt ist.

$\beta\beta$) Annahme einer Parasyndese (Junktionstheorie).

Der Vorstellung, daß bei der Bildung der diakinetischen Chromosomenkomplexe eine Hintereinanderlagerung oder Metasyndese je zweier Chromosomen stattfindet, stehen mehrere andere Meinungen gegenüber, unter welchen zurzeit die Hypothese von der Parallelkonjugation oder Parasyndese bei Zoologen und Botanikern die weiteste Verbreitung besitzt[2]. Nach dieser zuerst durch von Winiwarter aufgestellten, zoologischerseits besonders durch das Ehepaar Schreiner, botanischerseits durch Grégoire verteidigten Hypothese legen sich in den frühesten Prophasen der ersten Teilung, speziell in dem als Synapsis bezeichneten, durch einseitige Zusammendrängung der Kernsubstanz gekennzeichneten Stadium (S. 98, Fig. 62) je zwei Chromosomen (*a* und *b*, *c* und *d*) parallel aneinander. So ent-

[1]) Vgl. Matscheck, Taf. 4, Fig. 6—8 und S. 55, Textfigur 12.

[2]) Bezüglich der sehr ausgedehnten Literatur vgl. auch Grégoire 1910, Bonnevie 1911, Agar 1911, Montgomery 1911, Tischler 1915, S. 249. Eine andere Auffassung kommt in der Faltungshypothese (Montgomery, Farmer u. Moore u. a.) zum Ausdruck, wonach sich nach erfolgter Metasyndese die bivalenten Elemente in der Querkerbe umbiegen, so daß die metasyndetisch vereinigten Elemente nachträglich parallel zueinander gelagert werden. Es soll dann eine Präreduktion und im zweiten Teilungsakt eine Längsspaltung erfolgen (vgl. Haecker 1907, S. 83).

stehen die „diplotaenen" Fäden oder „Gemini" $\frac{a}{b}, \frac{c}{d} \cdots$, oder nach einmaliger Längsspaltung der miteinander „konjugierten" Elemente Viererstäbchen von der Zusammensetzung:

$$\left(\frac{a}{a}\right) \quad \left(\frac{c}{c}\right)$$
$$\left(\frac{b}{b}\right), \quad \left(\frac{d}{d}\right) \cdots$$

In der ersten meiotischen[1]) oder, wie man auch sagt, heterotypischen Teilung erfolgt dann eine Präreduktion, indem sich die miteinander konjugierten Elemente wieder voneinander trennen und auf die Schwesterzellen verteilt werden, im zweiten, vielfach als homöotypisch bezeichneten Teilungsakt findet hierauf die Verteilung nach dem Längsspalt statt (Fig 131, D; heterohomöotypisches Schema nach Grégoire)[2]). Das Resultat ist auch hier eine tatsächliche Reduktion der Chromosomenzahl.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß zahlreiche Bilder in dieser Weise gedeutet werden können, wie denn auch diese Hypothese, zumal sie beim ersten Anblick für die Mendelschen Spaltungsvorgänge eine besonders einleuchtende Erklärung zu geben scheint, im Anfang mit großer Sympathie aufgenommen worden ist. Es scheint mir aber, daß bei keinem Objekte bisher ein wirklicher Beweis für das Vorkommen der Parasyndese geliefert worden ist, daß vielmehr in allen Fällen auch andere Deutungen möglich sind[3]).

Jedenfalls haben auch die Anhänger dieser Hypothese bei ihrer Beweisführung mit zahlreichen Schwierigkeiten zu kämpfen. Vor allem ist hervorzuheben, daß mindestens in einigen der hier in Betracht kommenden Stadien (leptotaene bis diplotaene Phase, s. S. 356) die Anordnung der Kernsubstanzen durch die Einwirkung der Reagenzien sehr stark beeinflußt wird. So ist z. B. besonders das Synapsisstadium (S. 98) höchstwahrscheinlich, trotz scheinbar entgegenstehender Beobachtungen am lebenden Objekt, als Schrumpfungsprodukt anzusehen. Andererseits können, wenn frühzeitige Längsspaltung auftritt, die beiden Spalthälften eines langen fadenförmigen Chromosoms auf dem einen Stadium in ihrer natürlichen engen Parallellagerung erhalten bleiben, während sie vielleicht auf einem anderen, unmittelbar folgenden weit auseinandergezerrt sind und so das

---

[1]) Farmer u. Moore (1905) haben für die ganze Reifungsperiode den Ausdruck Meiosis (*μείωσις* = Reduktion) vorgeschlagen.

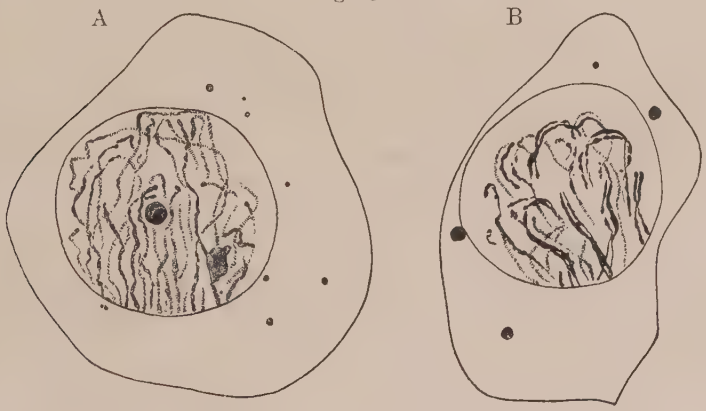
[2]) Einen etwas modifizierten Modus hat Vejdovski (1907) für die Ovogenese von Oligochäten beschrieben. Auch Bonnevie (1908—1911) und Janssens (1909) vertreten besondere Auffassungen.

[3]) Vgl. Haecker 1907 (S. 86), 1909, 1910, sowie die Kritiken von Meves, Fick, Goldschmidt, Arch. Zellf., Bd. 1, 1908, von Schustow, Arch. Zellf., Bd. 11, 1893, S. 385.

Bild sowohl auseinanderweichender, als einander sich nähernder Elemente darbieten können. Gleiche Verschiedenheiten können auch infolge der Wirkung der Reagenzien an verschiedenen Strecken der nämlichen Schleife auftreten. Infolgedessen ist aber die Feststellung der tatsächlichen Vorkommnisse und ihre genaue „Seriierung“ sehr erschwert.

Eine zweite Schwierigkeit liegt darin, daß auch schon vor dem Stadium der zygotaenen Doppelfäden, in welchen nach der gewöhnlichen Annahme die Konjugation stattfinden soll, Doppelbildungen auftreten können, vor allem ein kontinuierliches Spirem (S. 40), welches z. B. bei der Samenbildung von Salamandra (Fig. 130, A), bei der Eibildung der Kopepoden (Canthocamptus) und Haie, und bei der Pollenbildung von Lilium (Fig. 130, B) längsgespalten erscheint.

Fig. 132.



Knäuelstadien aus den Ovocyten erster Ordnung der Katze.
Nach Winiwarter und Sainmont.

Ferner wurden Pollenmutterzellen beobachtet, welche schon im „präsynaptischen Kerngerüst“ an den ersten, noch etwas unregelmäßigen Verdichtungen der chromatischen Substanz (Prochromosomen, Chromosomenspuren) einen Doppelbau erkennen lassen[1]), in ähnlicher Art, wie dies auch in somatischen Pflanzenkernen zur Beobachtung kommt[2]). Zuweilen, so bei der Ei- und Samenbildung von Anneliden (Dehorne) und bei der Sporenbildung des Farnes Osmunda (Digby), wurde sogar schon in den Anaphasen der letzten „prämeiotischen“ Teilung ein Längsspalt beobachtet. Alles dies legt die Frage nahe, ob nicht doch die Ursache der Zweiheit der zygotaenen Fäden in diesen frühen Längsspaltungserscheinungen zu suchen ist.

[1]) Vgl. Overton 1905, Tab. 6, Fig. 16; Strasburger 1905, S. 35ff.; Lundegård 1910, und andererseits Haecker 1907, S. 78.

[2]) Vgl. Strasburger 1909, S. 59, Tab. 1, Fig. 18.

Es kommt drittens hinzu, daß im sogenannten Bukettstadium (Fig. 132, A) die gegen den einen Pol orientierten Schleifenschenkel naturgemäß mehr oder weniger parallel gerichtet sind, so daß der Anschein erweckt wird, als ob sich hier durch Annäherung je zweier Fäden die zygotaene Phase (Fig. 132, B) vorbereite. Es wird nicht immer leicht sein, hier den natürlichen Parallelismus und die vermutete Konjugation auseinanderzuhalten.

Auch bei solchen Objekten, bei welchen wegen Ausfalls des Synapsis- oder Bukettstadiums die Verhältnisse besonders einfach und günstig erscheinen[1]), bleibt die erste Schwierigkeit noch teilweise bestehen, und man wird wohl kaum sagen dürfen, daß auch nur in einem dieser Fälle ein entscheidender Beweis geliefert werden konnte.

Einen Ausweg aus diesen Schwierigkeiten bietet vielleicht die Annahme Miss Digbys, wonach zwei Prozesse zu unterscheiden sind, einerseits die von den Anaphasen der letzten prämeiotischen Teilung an bestehende Längsspaltung, die in der Synapsisphase durch „Reassoziation" der Spalthälften vorübergehend wieder rückgängig gemacht wird, und andererseits die paarweise „Konjunktion" zweier somatischer Elemente, die während der „zweiten Kontraktion" (S. 357) durchgeführt wird. Damit wird freilich die frühere Beweisführung, die sich gerade auf die Betrachtung früherer Stadien, namentlich der leptotaenen, zygotaenen und pachytaenen Fäden, stützte, in ihren eigentlichen Grundlagen erschüttert.

Bemerkt sei noch, daß die unzweideutige, auf Längsspaltung beruhende Entstehungsweise der Chromosomen eines Radiolars (Aulacantha, S. 82, Fig. 55) dagegen zu sprechen scheint, daß die ganz ähnlich gebauten Chromosomen der Reifungsperiode ebenfalls einem primären Längsspaltungsprozeß ihre Entstehung verdanken. Überhaupt ist darauf hinzuweisen, daß der heterotypische Modus, welchem die erste Reifungsteilung der Metazoen und Phanerogamen hinsichtlich ihrer prophasischen und metaphasischen Charaktere vielfach folgt, keineswegs die isolierte Stellung einnimmt, die ihr im Anfang zugeschrieben worden ist, daß vielmehr ihre besonderen Züge auch bei anderen generativen und embryonalen Mitosen weit verbreitet sind[2]). Wenn aber auf diese Weise keine scharfe Grenzlinie zwischen dem in der ersten Reifungsteilung zutage tretenden Modus und den typischen Mitosenformen besteht, so ist schwerlich zu erwarten, daß ersterer in bezug

[1]) Als solche für „direkte" Beobachtung geeignete Objekte sind die Turbellarien (Planaria, Dendrocoelum) und die Lokustide Diestrammena bezeichnet worden (Schleip, Zool. Jahrb., Anat., Bd. 23, 1906; Gelei, Arch. Zellf., Bd. 11, 1913, S. 77; Vejdovsky 1912). Tischler (1915, S. 249) führt als sicheren Fall einer Parasyndese die Beobachtungen von Tröndle bei Spirogyra (Zeitschr. Bot., Bd. 3, 1911) an. Man wird ihm aber hierin kaum beistimmen können.

[2]) Vgl. Kap. 10, sowie Haecker 1907, S. 104, 1910, S. 185; Bonnevie 1907 und 1908.

auf einen offenbar so fundamentalen Punkt, wie es die Entstehung der Chromosomenkomplexe ist, von den typischen Mitosen wesentlich abweicht.

So willkommen also auch eine Hypothese sein würde, welche, wie die von der Parasyndesis, in so einfacher Weise die experimentellen Ergebnisse mit den zytologischen in Verbindung bringt, so darf nicht vergessen werden, daß sie zurzeit noch so wenig erwiesen ist, wie die Annahme einer Metasyndese. Möglicherweise haben also Gates, Miss Digby und Artom[1]) recht, in dem sie vermuten, daß beide Modi vorkommen können, und zwar die Metasyndese bei kurzen, die Parasyndese bei langen Chromosomen (Artom). Es ist aber auch denkbar, daß in Zukunft die ganze Fragestellung, die ohnedies unter dem Einfluß bestimmter Theorien begründet wurde, abgeändert werden muß.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 33.

Agar, W. E., The spermatogenesis of Lepidosiren paradoxa. Qu. Journ. Micr. Sci., Vol. 57, 1911.

—, Transverse segmentation etc. Ebenda, Vol. 58, 1912.

Berghs, J., La formation des chromosomes hétérotyp. etc. I—IV. Cell., Tome 21—22, 1904/05.

Bonnevie, K., Chromosomenstudien I—III. Arch. Zellf., Bd. 1, 2, 6, 1908—1911.

Davies 1908, Kap. 6, S. 61.

Dehorne, A., Rech. sur l. div. de la cell. II. Arch. Zool. exp. (5), Tome 9, 1912.

Digby, Miss L., On the archesporial and meiotic mitoses of Osmunda. Ann. Bot. Vol. 33, 1919.

Farmer, J. B. and Moore, J. E. S., On the maiotic phase (reduction divisions) in animals and plants. Qu. Journ. Micr. Sci. (N. S.), Vol. 48, 1904.

Gates, R. R., The mode of chromosome reduction. Bot. Gaz., Vol. 51, 1911.

Grégoire, V., Les résultats acquis sur les Cinèses de maturation I. Cell., Tome 22, 1905.

—, La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. Cell., Tome 24, 1907.

—, Les Cinèses de maturation etc. Cell., Tome 26, 1910.

Groß, J., Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. 20, 1904.

Haecker 1892, s. Kap. 8, S. 88; 1895, s. Kap. 5, S. 49; 1899, s. Kap. 10, S. 106; 1904, s. Kap. 32, S. 350; 1907, s. Kap. 4, S. 39.

—, Erg. u. Ausblicke in der Keimzellenforschung. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 3, 1910.

Hertwig, O., 1890, s. Kap. 6, S. 62.

Janssens, F. A., La théorie de la Chiasmatypie. Cell., Tome 25, 1909.

Korschelt und Heider, Lehrbuch, s. Kap. 6, S. 61.

Lubosch, W., Über die Eireifung der Metazoen usw. Erg. Anat. u. Entw., Bd. 11, (1901), 1902.

Maréchal, J., Sur l'ovogénèse des Sélaciens etc. Cell., Tome 24, 1907.

McClung, C. E., 1905, s. Kap. 9, S. 96.

Matscheck 1910, s. Kap. 6, S. 62.

Montgomery 1911, s. Kap. 6, S. 62.

[1]) Gates 1911; Digby, Arch. Zellf., Bd. 12, 1914 (Crepis), S. 135; Artom, Ric. Morf., Vol. 1, Roma 1920, S. 11.

Moore, J. E. S., and Arnold, G., On the exist. of perm. forms among the chromosomes etc. Proc. R. Soc., B, Vol. 77, 1906.
Rath, O. vom, Zur Kenntnis d. Spermatog. v. Gryllotalpa. Arch. mikr. Anat., Bd. 40, 1892.
Rückert 1894, s. Kap. 8, S. 88.
—, Die Chromatinreduktion bei der Reifung d. Sexualz. Erg. An. u. Entw., Bd. 3 (1893), 1894 (1894a).
Sakumara, T., Exp. Stud. über die Zell- und Kernteilung. Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, Vol. 39, 1920.
Schreiner, A., und Schreiner, K. E., Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I—V. Arch. Biol., Tome 21—22, 1905/06; Anat. Anz., Bd. 29, 1906; Vidensk. Selsk. Skr., 1907/08.
Strasburger, E., Allen, Ch. E., Miyake, K., und Overton, J. B., Histolog. Beitr. z. Vererbungsfrage. Jahrb. Wiss. Bot., Bd. 42, 1905.
Tischler 1915, s. Kap. 9, S. 96.
Trinci, G., L'evoluzione storica del problema della riduzione etc. Archivio An. Embr., Vol. 7, 1908.
Vejdovski 1907, s. Kap. 5, S. 48; 1912, s. Kap. 32, S. 350.
Winiwarter, H. v., Rech. s. l'ovogénèse etc. de l'ovarie des Mammifères. Arch. Biol., Tome 17, 1900.
— u. Sainmont 1908, s. Kap. 5, S. 49.

Vierunddreißigstes Kapitel.

Chromosomenhypothesen der Vererbung.

Von der doppelten Annahme aus, daß der Kern und insbesondere die bei der Teilung hervortretenden Chromosomen die eigentlichen Vererbungsträger darstellen und ferner, daß die Chromosomen autonome, von Zellgeneration zu Zellgeneration übermittelte Individuen sind, kann der Versuch gemacht werden, die bei der Vererbung der elterlichen Qualitäten hervortretenden Verteilungsverhältnisse mit den Chromosomenbewegungen in Zusammenhang zu bringen, welche bei den Reifungsprozessen beobachtet werden.

a) Ursprüngliche Darstellung Weismanns.

Die ersten Versuche dieser Art sind von Weismann vorgenommen worden. Weismann nimmt, wie wir gesehen haben[1]), an, daß in jedem der Chromosomen oder Idanten sämtliche Teile und Potenzen des Keimplasmas mindestens einmal vorhanden sind, und daß die Unterschiede der in einem einzelnen Kern enthaltenen Chromosomen nur individueller Art sind, ähnlich den Unterschieden, welche die verschiedenen Individuen einer Rasse oder Spezies aufweisen. Die Reifungsteilungen hätten dann nicht bloß den Zweck, die Zahl der Idanten vor der Befruchtung auf die Hälfte zu reduzieren, sondern sie sollen auch den einzelnen Fortpflanzungszellen jedes Elternindividuums verschiedene Sortimente von Idanten zuweisen, wodurch die Wirkung der Amphimixis als einer Quelle neuer Anlagenkombinationen bedeutend verstärkt würde.

Von diesen Voraussetzungen, insbesondere auch von der Annahme aus, daß wirklich bei allen höheren Organismen eine Reduktionsteilung vorkommt, findet nun in der Tat eine ganze Anzahl von Vererbungserscheinungen eine verhältnismäßig einfache Erklärung. So würde die regelmäßige Ungleichheit der von einem Elternpaar abstammenden Kinder darauf zurückzuführen sein, daß die einzelnen Eier der Mutter und ebenso die einzelnen Samenzellen des Vaters bei der Reduktionsteilung eine sehr ver-

[1]) Kap. 19.

schiedene Idantenkombination erhalten. Dasselbe gilt im besonderen für die Verschiedenheit der nicht-identischen, zweieiigen Zwillinge, welche, wie gewöhnliche Geschwister, von zwei verschiedenen, durch verschiedene Spermatozoen befruchteten Eiern abstammen, während die annähernd vollkommene Übereinstimmung der identischen oder eineiigen Zwillinge, die durch nachträgliche Spaltung eines einfach befruchteten Keimes entstehen dürften [1]), auf der absoluten Gleichheit ihres Idantenmaterials beruht. Der so häufig zu beobachtende Rückschlag auf einen der vier Großeltern würde ferner dadurch zustande kommen, daß eine der beiden in der Zygote zusammentretenden Keimzellen bei der Reduktionsteilung vorzugsweise nur die großväterlichen oder die großmütterlichen Idanten erhielt, und daß die Idanten dieser Keimzelle im befruchteten Keime über die der anderen dominieren. In ähnlicher Weise wäre der Rückschlag auf weit entfernte Vorfahren in der Weise zu erklären, daß sehr alte, normalerweise in der Minderheit befindliche Vorfahren-Idanten bzw. -Determinanten auf Grund günstiger, bei der Reduktionsteilung und Amphimixis zustande kommender Kombinationen zufällig in die Majorität gelangen [2]).

b) Umgestaltung der Lehre durch Montgomery, Sutton, Boveri.

Zu einer Weiterbildung dieser Gedanken hat die Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln einen Anstoß gegeben. Lag es doch sehr nahe, die Spaltung, welche zufolge der Mendelschen Erklärungshypothese von der Reinheit der Gameten die im Bastard vereinigten Anlagen bei der Keimzellenbildung erfahren, zu der Scheidung der Chromosomen in zwei Gruppen, wie sie bei der Reduktionsteilung beobachtet wird, in Beziehung zu bringen. So wurden denn auch sehr bald verschiedene Versuche gemacht, die Mendelschen Vererbungserscheinungen, insbesondere die angenommene Reinheit der Gameten der heterozygoten Individuen, zytologisch zu interpretieren, wobei die Hypothese, daß die Chromosomen die Vererbungsträger seien, ferner die Individualitätstheorie und eine Hypothese Montgomerys, wonach die für die Prophasen der ersten Reifungsteilung angenommene Syndese oder Chromosomenpaarung in der „Konjugation" je eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes bestehen soll, den theoretischen Ausgangspunkt bildeten. In der Regel wird außerdem auf Boveris Lehre von der physiologischen Verschiedenheit der Chromosomen zurückgegriffen.

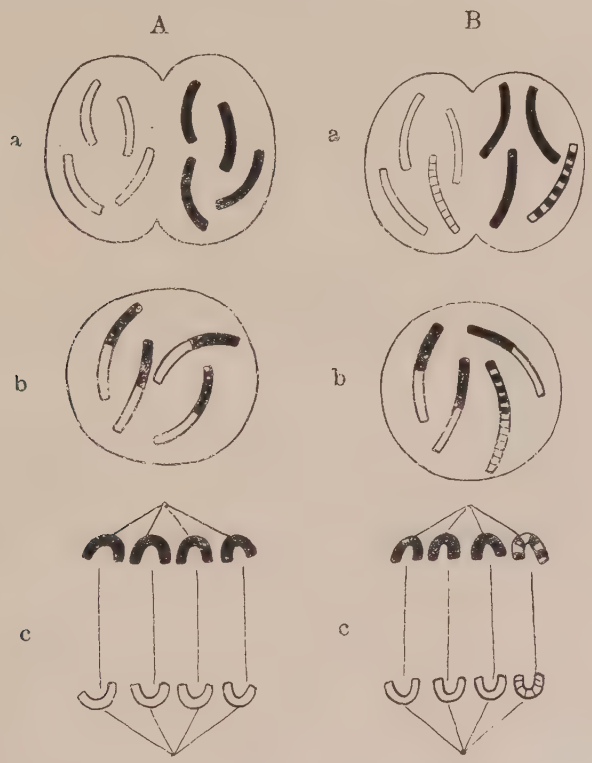
Verhältnismäßig einfach würde die Erklärung für das Auftreten reiner Gameten im Falle monohybrider Kreuzungen sein, wenn

[1]) Über die chemischen Bedingungen für das Entstehen eineiiger Zwillinge vgl. Loeb, Arch. Entw.-Mech., Bd. 27, 1909.

[2]) Zum vorstehenden vgl. auch H. E. Ziegler 1905, 1905, 1918.

also die beiden Stammformen nur durch ein Merkmalspaar unterschieden sind. Man könnte dabei sowohl die Vorstellung Weismanns festhalten, wonach alle Chromosomen Träger der sämtlichen Anlagen oder Determinanten sind, also bei einem Bastarde die Chromosomen (z. B. der Spermatogonien) aus einer in sich homogenen väterlichen und einer ebenfalls homogenen, aber in bezug auf eine Anlage von jener verschiedenen mütterlichen Gruppe bestehen

Fig. 133.



Spaltungsvorgänge bei individuell (A) und physiologisch (B) verschiedenen Chromosomen.

a und b Keimzellenkerne vor bzw. nach der Syndese der elterlichen Chromosomen.
c Reduktionsteilung.

(Fig. 133, A, a); oder man könnte von der Hypothese Boveris ausgehen, welche eine Verteilung der verschiedenen Anlagen auf die verschiedenen Chromosomen eines Kernes annimmt (Fig. 133, B).

Im ersten Falle[1]) (Fig. 133, A) ist am besten anzunehmen, daß bei der Syndese jeweils ein väterliches und ein mütterliches Element miteinander konjugieren (A, b). Dann würde in Anbetracht des

[1]) Vgl. Cannon 1902.

streng symmetrischen Verlaufes, den die mitotischen Prozesse im allgemeinen zeigen, die Vorstellung keinen besonderen Schwierigkeiten begegnen, daß bei der Reduktionsteilung wirklich sämtliche väterliche Chromosomen nach der einen, sämtliche mütterliche nach der anderen Seite gehen und auf diese Weise „reine" Gameten entstehen (A, c).

Im zweiten der angenommenen Fälle hätte man sich vorzustellen, daß in den unreifen Keimzellen des Bastards die Träger der beiden „korrespondierenden" Anlagen. z. B. der Anlagen der roten und weißen Blütenfarbe, durch je ein Chromosom repräsentiert werden (Fig. 133, B, a, wo die betreffenden Chromosomen durch Querstriche gekennzeichnet sind), und daß in den Prophasen der Reifungsteilungen gerade diese beiden homologen Chromosomen miteinander in Konjugation treten (Fig. 133, B, b). Dann würde die Reduktionsteilung (Fig. 133, B, c) sie in regelmäßiger Weise voneinander trennen und es würden also Gameten gebildet werden, die entweder nur die eine oder nur die andere Anlage in sich schließen.

Um nun weiterhin die Unabhängigkeit zu erklären, welche die einzelnen Anlagenpaare bei di- und polyhybriden Kreuzungen hinsichtlich der Spaltung zeigen, sind freilich erhebliche Schwierigkeiten zu beseitigen.

Geht man von der Weismannschen Hypothese aus, daß die Chromosomen nur individuell verschieden sind, so bietet die Annahme einer parallelen Konjugation der elterlichen Chromosomen und die weitere Hilfshypothese, daß zwischen den paarweise aneinandergelagerten Chromosomen ein Austausch von einzelnen Teilen und damit von bestimmten Anlagen stattfindet, die Möglichkeit einer Erklärung [1]). Im einfachsten Falle könnte eine solche **Symmixis** nach folgendem Schema (Fig. 134) vor sich gehen.

Einfacher liegt aber auch hier die Sache, wenn im Sinne Boveris eine physiologische Verschiedenheit der Chromosomen angenommen wird [2]). Man kann dann die in den Spermatogonien und Ovogonien vielfach beobachteten „doppelten Chromosomengarnituren" der Spermatogonien oder Ovogonien (S. 86, Fig. 59) in der Weise deuten, daß jedes Paar gleich großer Chromosomen (z. B. die Paare i, j, k in Fig. 135) aus einem väterlichen (i', j', k') und dem ihm funktionell gleichwertigen mütterlichen Chromosom (i'', j'', k'') besteht.

Wenn nun, wie angegeben wird, in den Prophasen der ersten Reifungsteilung die Syndese oder Konjugation immer zwischen je zwei homologen Elementen stattfindet und wenn ferner die Lage

[1]) Vgl. Weismann 1891 (Aufs., S. 729); de Vries 1903; Haecker, s. oben S. 360; Groß, Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 20, 1904 u. S. 354, Fig. 129; Demoll, Zool. Jahrb., Suppl. 15, 1912 (Helix). Ähnliche Annahmen haben Rückert und Vejdovski gemacht.

[2]) Sutton 1903, Boveri 1904, F. R. Lillie (Observ. etc. in Chaetopterus. Journ. Exp. Zool., Vol. 3, p. 250, 1906).

der Chromosomenpaare in der Äquatorialplatte der Reduktionsteilung ganz vom Zufall abhängig ist

$$\left(\frac{i'}{i''}, \frac{j'}{j''}, \frac{k'}{k''} \cdots \text{ oder } \frac{i'}{i''}, \frac{j''}{j'}, \frac{k'}{k''} \cdots\right),$$

so wird bei der Teilung jede Gamete von jeder Sorte von Chromosomen ein Exemplar übernehmen, wobei jedoch die Chromosomen väterlicher und mütterlicher Abkunft in den verschiedensten Kombinationen auftreten könnten.

Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß auf diese Weise alle diejenigen Anlagenkombinationen hergestellt werden könnten, welche bei di- und polyhybriden Kreuzungen zutage treten. Voraussetzung für die Richtigkeit der Theorie ist allerdings,

Fig. 134.

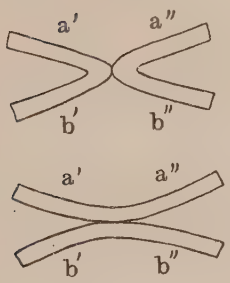


Fig. 135.

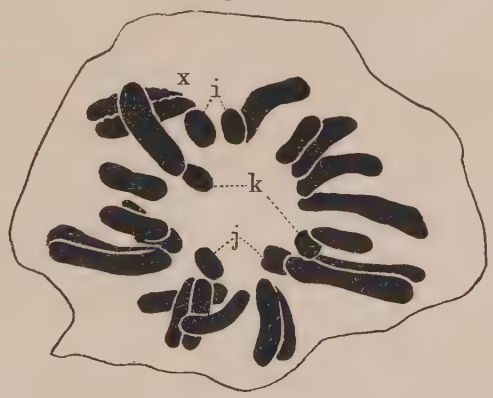


Fig. 134. Symmixis durch Permutation. Fig. 135. Polansicht der Äquatorialplatte in einem Spermatogonium von Brachystola. Nach Sutton.
x das Heterochromosom. *i*, *j*, *k* die drei kleinsten Chromosomenpaare.

daß die Zahl der selbständig erblichen Merkmale oder Merkmalsgruppen nicht größer ist, als die haploide Zahl der Chromosomen [1]).

Indem also die Beobachtungen Suttons und anderer über das Auftreten paarweise abgestufter Chromosomensortimente mit der Boverischen Hypothese von der physiologischen Ungleichwertigkeit der Chromosomen in Verbindung gebracht wurden, konnte eine weitgehende Parallele zwischen den Ergebnissen der zytologischen und der Bastardforschung hergestellt werden. Mit einem Male schien ein großer Teil dessen erreicht zu sein, was den Begründern der älteren morphobiologischen Vererbungshypothesen als Ziel vorgeschwebt hatte: die „Erklärung" einer größeren Gruppe von Vererbungserscheinungen durch die mikroskopisch kontrollierbaren Vorgänge in den Keim-

[1]) Vgl. O. Winge, Journ. Genetics, Vol. 8, 1919 (Lathyrus).

zellen. Die Sutton-Boverische Chromosomenhypothese der Vererbung hat daher als ein einleuchtender und eleganter Lösungsversuch vielen Anklang gefunden, und es ist ihr bisher noch keine andere Hypothese von gleichem Erklärungswert gegenübergestellt worden.

Gerade weil aber so viel für die Gültigkeit der Sutton-Boverischen Kombinationen zu sprechen scheint, ist um so mehr im Auge zu behalten, daß ihr eine ganze Reihe von Voraussetzungen zugrunde liegen, von denen jede einzelne einen hypothetischen Charakter besitzt und schon auf mehr oder weniger Widerstand gestoßen ist. Diese Hypothesen sind im wesentlichen folgende:

1. Die schon von Mendel angenommene Erklärungshypothese von der Reinheit der Gameten, die, wie wir sahen (S. 265), nicht unbestritten geblieben ist. Denn die Trennung der Anlagen scheint, wie Castle[1]) sagt, nicht immer so vollständig zu sein, wie wenn man zwei aufeinandergelegte verschiedenfarbige Glasplatten voneinander nimmt, sondern sie geht etwa in der Weise vor sich, wie wenn zwei verschieden gefärbte, zusammengeschmolzene Wachsschichten getrennt werden.

2. Die Annahme, daß die Spaltung der Anlagen während der Reifungsteilungen, und zwar speziell in der Reduktionsteilung erfolgt. Auf diese Anschauung werden wir im übernächsten Kapitel (36) zurückkommen.

3. Die Hypothese, daß die Chromosomen die eigentlichen Vererbungsträger darstellen (Hypothese vom Vererbungsmonopol des Kernes). Auf gewisse Schwierigkeiten, welche dieser Annahme im Wege stehen, ist bereits im Kap. 13 (S. 123 ff.) eingegangen worden.

4. Die Hypothese von der Individualität der Chromosomen. Sie scheint mir die am besten begründete unter den hier zu machenden Voraussetzungen zu sein (Kap. 32).

5. Die Boverische Hypothese von der physiologischen Ungleichwertigkeit der Chromosomen.

Wenn auch diese Annahme eine fast notwendige Konsequenz der Individualitätslehre zu sein scheint (S. 349) und neuere Befunde von Morgan und seinen Schülern mit großer Wahrscheinlichkeit für eine in hohem Maße bestehende Ungleichwertigkeit sprechen, so liegen, wie wir sehen, auf der anderen Seite doch auch schwerwiegende Bedenken gegen eine Verallgemeinerung der Annahme vor. Selbst die zytologischen Befunde, aus welchen hervorzugehen scheint, daß bestimmte Chromosomen die Träger der geschlechtsbestimmenden Faktoren darstellen, sind, wie im folgenden Kapitel gezeigt werden soll, nicht eindeutig.

Auf keinen Fall reicht die Vorstellung aus, daß jedes Chromosom nur einer selbständigen Erbeinheit entspricht, da wohl in den meisten Fällen die Zahl der Chromosomen geringer als die der Erbeinheiten

[1]) Rec. discov. in her., Pop. Sci. Monthly 1905.

ist. Es muß daher die Annahme gemacht werden, daß jedes Chromosom die Anlage von mehreren Charakteren enthält[1]), und daß vielleicht die Unterabschnitte der Chromosomen (die Chromomeren, Chromiolen oder Mikrosomen) die Träger der selbständigen Anlagen seien (Lokalisationshypothese). Vielleicht ist auch in den einzelnen Tier- und Pflanzengruppen die Differenzierung verschieden weit vorgeschritten. Während die polychromosomalen Gruppen, vor allem die Radiolarien, dann aber auch solche Gruppen mit einer größeren, aber regelmäßigen Zahl, z. B. 24, vielleicht im ganzen noch gleichwertige Chromosomen besitzen, also homochromosomal sind (Radiolarien- und Salamandratypus), ist in poikilochromosomalen Gruppen mit einer infolge sukzessiven Abbaus oder zunehmender Aufteilung[2]) von Art zu Art wechselnden Chromosomenzahl der Differenzierungsprozeß vermutlich erst im Gange (Kopepoden-Typus), während er in oligochromosomalen Gruppen mit geringer Chromosomenzahl mehr oder weniger schon durchgeführt ist (Drosophila-Typus)[3]).

6. Die Montgomerysche Hypothese von der paarweisen Konjugation der elterlichen Chromosomen.

Wenn schon an und für sich über die Frage, ob überhaupt und in welcher Weise in den Prophasen der ersten Reifungsteilung eine Chromosomenpaarung stattfindet, noch keine endgültige Entscheidung vorliegt (Kap. 33), so schließt die spezielle Hypothese, daß bei einer solchen Paarung jeweils ein väterliches und mütterliches Element verbunden werden, eine ganze Reihe von Unsicherheiten in sich. Denn einmal sind ja die doppelten Chromosomengarnituren, auf welche sich die Hypothese in erster Linie stützt, keineswegs mit Notwendigkeit als konstante oder wesentliche Verhältnisse aufzufassen (S. 87), und wenn zweitens bei den Heterochromosomen mancher Formen mit Bestimmtheit die Paarung je eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosoms beobachtet werden konnte, so ist eine Verallgemeinerung nicht ohne weiteres angängig, weil möglicherweise die Heterochromosomen doch nur im Abbau befindliche, vielleicht der Nucleolisation anheimfallende Gebilde sind (S. 95) und ihr ganzes Verhalten manche Besonderheiten aufweist.

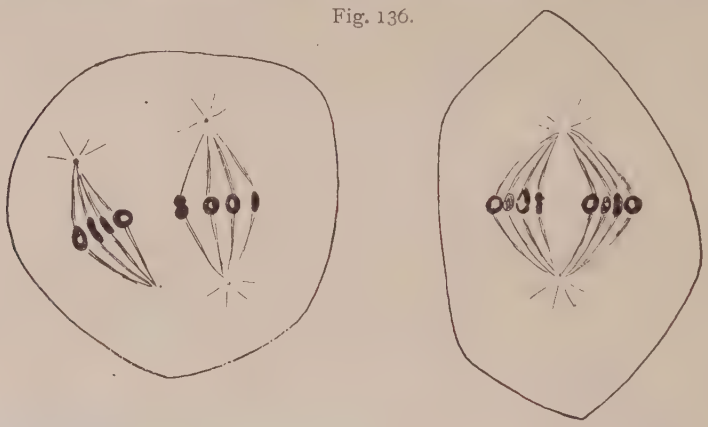
Der Annahme, daß die Heterochromosomen im Abbau befindliche Gebilde sind, stehen weder ihre paarweise Vereinigung noch ihr Teilungsvermögen im Wege. Wenigstens liegt es nahe, den ersteren Vorgang mit der nachträglichen Verschmelzung der beiden Nucleolen gonomer gebauter Kerne (S. 73) zu vergleichen, und, was die Teilungsfähigkeit anbelangt, so zeigen die Diminutionskörper bei Ascaris und bei den Kopepoden (S. 52, Fig. 26, B; S. 55, Fig. 28, C) zur Genüge, daß auch solche Gebilde, welche nicht mehr den vollen Wert von Chromosomen haben, bei der Zellteilung in offenbar passiver Weise halbiert werden oder wenigstens Teilungsversuche ausführen können.

[1]) Vgl. Wilson (Pop. Sci. Monthly 1903); Heider 1906.
[2]) Wie letztens Kuwada (1919) für die Rassen des Maises annimmt.
[3]) Vgl. Haecker 1907, S. 5. Siehe oben S. 349.

Gegen die allgemeine Gültigkeit der Annahme, daß die Chromosomenpaarung Chromosomen verschiedenelterlicher Abkunft betrifft, schien zunächst die namentlich bei Bastarden gemachte Beobachtung, daß bei der Teilung der Spermatocyten erster Ordnung und Pollenmutterzellen häufig doppelte Teilungsfiguren (Doppelspindeln) auftreten (Fig. 136)[1]), nach meiner Ansicht ein deutlicher Hinweis darauf, daß noch bis in die späteren Prophasen und Metaphasen der ersten Reifungsteilung, jedenfalls aber über die Synapsisphase hinaus eine räumliche Trennung der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen (Gonomerie) fortbestehen kann[2]).

Indessen können diese, wie gesagt, hauptsächlich bei Bastarden gemachten Beobachtungen deshalb nicht ohne weiteres als Beweise

Fig. 136.



Doppelspindeln in den Spermatocyten eines Taubenbastards. Nach Guyer.

gegen die Montgomerysche Annahme angesehen werden, da hier die Konjugation infolge mangelnder Affinität rassen- und artfremder Chromosomen abnormerweise verhindert sein könnte, so daß der ursprüngliche gonomere Zustand der Kernsubstanz erhalten blieb.

Wichtiger sind die Beobachtungen, die bei der Geschlechtszellenreife der Bastarde bezüglich der Chromosomen selbst gemacht

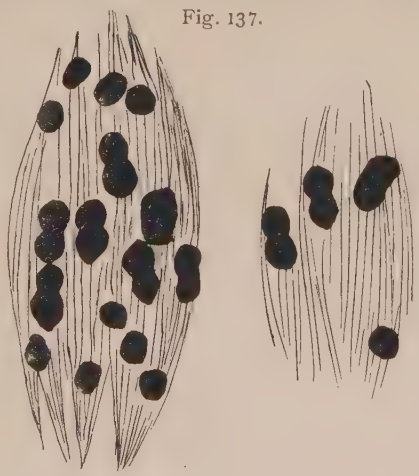
[1]) Guyer (Chicago 1900) hat solche bei der Spermatogenese von Taubenbastarden, Metcalf (Proc. Nebraska Ac. Sci. 1901) bei der Pollenbildung von Gladiolus-Bastarden, Cannon (Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 30, 1903) bei Baumwollbastarden, Tischler (Jahrb. wiss. Bot., Bd. 42, 1906) bei Ribes-Bastarden gefunden. Doppelte Knäuelfiguren in den Prophasen der ersten Teilung hat z. B. Guignard (Bull. Soc. Bot. France, Bd. 36, 1890, Fig. 26) bei Lilium Martagon, ich selbst (1902, Taf. II, Fig. 23) im Hoden junger Heterocope-♂ gefunden. Poll (1908) fand in normalen Entenhoden Doppelspindeln.

[2]) Einen anderen Charakter dürften die Doppelspindeln haben, die sich häufig in der zweiten Reifungsteilung männlicher Pygaera-Bastarde finden (Federley 1913, S. 39). Die Erscheinung beruht auf einer unvollständigen Zellteilung beim ersten Teilungsprozesse.

wurden und von vielen Forschern als eine besonders sichere Stütze nicht bloß der Individualitäts-, sondern namentlich auch der Konjugationshypothese angesehen werden. Man ist in den Prophasen der ersten Teilung bei tierischen und pflanzlichen Bastarden hauptsächlich auf zwei Vorkommnisse gestoßen, die als Drosera-Schema ($2x + x$ = Schema) und Pygaera-Schema bezeichnet werden.

Bei der Verbindung von Drosera longifolia mit 20 ($= 2x$) kleinen und D. rotundifolia mit 10 ($= x$) großen Chromosomen konjugieren, wie Rosenberg gezeigt hat, 10 kleine Chromosomen des $2x$-igen Elters mit den 10 großen des x-igen. Die 10 übrigen Chromosomen des $2x$-igen Elters bleiben unkonjugiert (Fig. 137). Ähnliches gilt für Hieracium-Bastarde, soweit es sich um die Untergattung Pilosella handelt. Die Größenunterschiede sind in diesen Fällen nicht sehr erheblich, aber immerhin scheinen die Bilder dafür zu sprechen, daß hier tatsächlich ein väterliches und ein mütterliches Chromosom miteinander konjugieren.

Fig. 137.



Teilung einer Pollenmutterzelle eines Drosera-Bastards. Nach Rosenberg.

Die auf zwei Schnitte verteilten Chromosomenkomplexe sind aus einem kleinen longifolia- u. einem großen rotundifolia-Chromosom zusammengesetzt.

Andererseits fand Federley bei einigen Schmetterlingsbastarden (Pygaera- und Smerinthus-Bastarden), daß Gemini überhaupt nicht oder nur in geringer Zahl gebildet werden, offenbar weil zwischen den artfremden Chromosomen eine Repulsion besteht. Nur bei der Samenbildung eines abgeleiteten Bastardes, der aus der Rückkreuzung Pyg. (curtula ♂ × anachoreta ♀) ♂ × anachoreta ♀ hervorging, trat eine teilweise Geminibildung ein, offenbar weil sich hier die beiderseitigen anachoreta-Elemente anzogen. Das vollständige oder überwiegende Ausbleiben der Konjugation wurde auch bei Hieracium-Bastarden (Untergattung Archhieracium) beobachtet (Rosenberg)[1].

Diese und andere Befunde sprechen alles in allem sehr dafür, daß die in den Prophasen der ersten Teilung beobachtete Chromosomen-

[1]) Über hierher gehörige Befunde bei Oenotheren (Gates, Geerts, Lutz, Stomps) vgl. Rosenberg 1917, S. 200, zum ganzen Gegenstand vor allem auch Bally 1919, S. 218, sowie oben S. 203. Zur Erklärung der Befunde Ballys beim Weizen-Aegilops-Bastarde, die mit dem Pygaera-Schema nicht im Einklang stehen, sind besondere Annahmen nötig (Bally, l. c., S. 225). Das gleiche gilt für Kuwadas Ergebnisse bei Mais-Bastarden (Kuwada 1919, S. 110). Von Interesse ist hier das nicht seltene Vorkommen solcher Gemini, die aus zwei ungleichen Hälften bestehen (l. c., S. 75, Textfig. 3).

verbindung tatsächlich eine Konjugation elterlicher Elemente bedeutet. Die Beobachtungen, wonach vielfach auch in spermatogonialen und somatischen Zellen[1]), bei den Dipteren nach Metz schon bei der Eifurchung gepaarte Chromosomen angetroffen werden, sind gut damit vereinbar: es liegt hier aber, im Gegensatz zu der Autonomie der Gonomeren bei Kopepoden und anderen Formen, eine sehr frühzeitige Durchmischung der elterlichen Chromosomen und eine paarweise Assoziation homologer (gleich großer) väterlicher und mütterlicher Elemente vor, die nur zeitlich von den meiotischen Konjugationsprozessen unterschieden ist. Es ist bemerkenswert, daß bei den höheren Pflanzen, für welche Angaben über Gonomerie fast vollkommen fehlen, besonders zahlreiche Vorkommnisse dieser Art festgestellt wurden.

Selbst die Angabe von Strasburger (1910, s. Kap. 9, S. 96), daß bei der dauernd apogamen Wikstroemia indica die Chromosomen der Sporophytenkerne eine paarweise Anordnung zeigen, kann mit der Annahme in Einklang gebracht werden, daß ursprünglich ein Sexualakt elterlicher Chromosomen vorliegt. Man hat dabei zu berücksichtigen, daß apogame Pflanzen vielfach die diploide, also von ihren sexuellen Vorfahren ererbte Chromosomenzahl aufweisen, ihre Chromosomen also in letzter Linie väterlichen und mütterlichen Ursprungs sind. Und wenn Kuwadas Auffassung richtig ist, daß beim Mais die Bastardnatur, trotzdem Jahrtausende seit der Artentstehung zurückliegen mögen, sich heute noch in der verschiedenen Größe der Chromosomen zu erkennen gibt, so würde es nicht befremdlich sein, wenn bei der apogamen Wikstroemia die elterlichen Chromosomen ihre im Paarungsbestreben sich äußernde physiologische Verschiedenheit beibehalten.

Auf den weiteren Ausbau, den die Chromosomenhypothese der Vererbung neuerdings durch Morgan und seine Schüler erfahren hat, werden wir im folgenden einzugehen haben.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 34.

Bally, W., Die Godronschen Bastarde zw. Aegilops- u. Triticumarten. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 20, 1919.

Boveri, Th., 1904; s. Kap. 5, S. 48.

Cannon, W. A., A cytological basis for the Mendelian laws. Bull. Torr. Bot. Club, Vol. 29, 1902.

Federley, H., 1913, 1914, s. Kap. 21, S. 205.

—, Chromosomenstudien an Mischlingen I., II. Finsk. Vet. Soc. Förh., Bd. 57, 1914/15; III. Bd. 58, 1915/16.

Haecker 1902, s. Kap. 6, S. 61; 1904, s. Kap. 32, S. 350; 1907, s. Kap. 4, S. 39; 1910, s. Kap. 33, S. 365.

[1]) So in den Spermatogonien von Plethodon (Amphib.) und Syrbula (Orthopt.) nach Montgomery, in somatischen Zellen von Galtonia, Funkia und Pisum nach Strasburger, von Oenothera nach Gates, von Oryza nach Kuwada, von Morus nach Tahara, von Dahlia nach Ishikawa. Letztere drei Fälle sind wegen der Größenunterschiede der Chromosomen und der paarweisen Anordnung jeweils gleich großer Elemente besonders überzeugend. Bezüglich der Literatur vgl. Cl. Müller 1912, Teil II und Metz 1916, S. 246.

Heider, K., Vererbung und Chromosomen. Jena 1906.
Kuwada, Y., Die Chromosomenzahl von Zea Mays. Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, Vol. 39, 1919.
Metz, Ch. W., Chromosome studies on the Diptera II. Journ. Exp. Zool., Vol. 21, 1916.
Montgomery, Th. H., 1901, s. Kap. 6, S. 61.
Morgan, T. H., The assumed purity of the germ cells in Mendelian results. Sci. N. S., Vol. 22, 1905.
Rosenberg, O., Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastards. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 22, 1904. (Vgl. Meddel. Stockh. Bot. Inst. 1904.)
—, Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in Hieracium. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 11, 1917.
Sutton, W. S., The chromosomes in heredity. Biol. Bull., Vol. 4, 1904.
Vries, H. de, Befruchtung und Bastardierung. Leipzig 1903.
Weismann 1891, 1892; s. Kap. 19, S. 189.
Ziegler, H. E., Die Vererb. in der Biol. Jena 1905.
—, Die Chromosomenth. der Vererb. in ihrer Anw. auf den Menschen. Arch. Rass. Ges. Biol., 3. Jahrg., 1906.
— 1918, s. Kap. 23, S. 224.

Fünfunddreißigstes Kapitel.

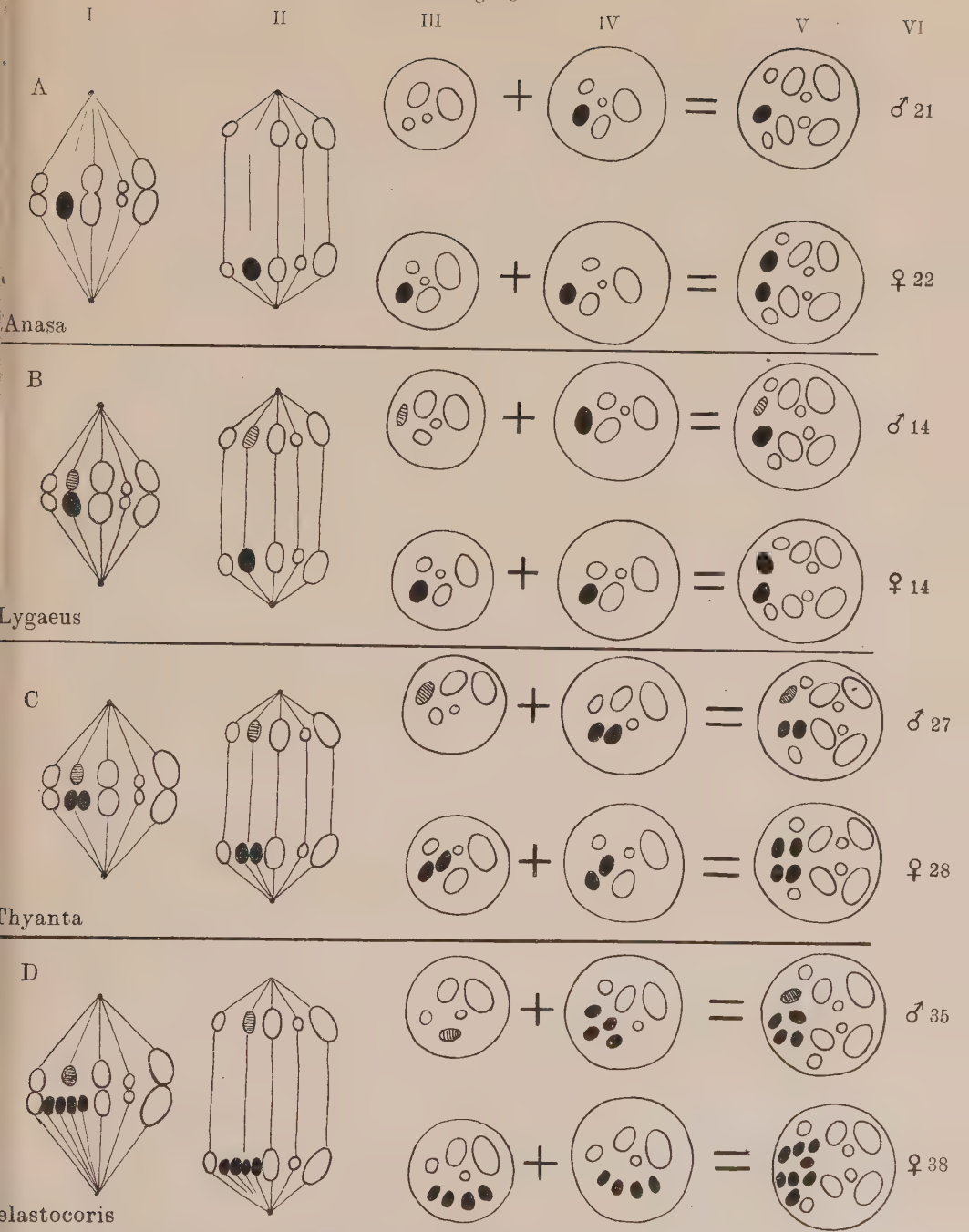
Chromosomen und Geschlechtsbestimmung.

Auch diejenigen Biologen, welche die Unterlagen der Sutton-Boverischen Chromosomenlehre für nicht genügend gesichert ansehen, werden vielleicht geneigt sein, wenigstens auf einem Gebiete eine spezielle Funktion einzelner Chromosomen zuzugeben und mit McClung, Wilson, Boveri u. a. den Vorgang der Geschlechtsbestimmung auf eine Art von automatischem, an bestimmte Chromosomen geknüpftem Mechanismus zurückzuführen.

Die grundlegenden Tatsachen, von welchen die betreffenden Vorstellungen ausgehen, sind bereits in einem früheren Kapitel (8) zusammengestellt worden. Unter den hier aufgezählten Typen von besonders beschaffenen Chromosomen oder Heterochromosomen kommen für unsere Frage in erster Linie diejenigen in Betracht, welche in unsymmetrischer Weise auf die Samenzellen verteilt werden, so daß zwei verschieden ausgestattete Gruppen von Samenzellen ihre Entstehung nehmen. Dieser zuerst von Henking bei der Feuerwanze (Pyrrhocoris) entdeckte Dimorphismus der Spermien ist von McClung bei den Orthopteren wiedergefunden und erstmals mit der Geschlechtsbestimmungsfrage in Zusammenhang gebracht worden, und zwar in dem Sinne, daß der von ihm bei der Hälfte der Samenzellen festgestellte Körper, das „akzessorische Chromosom", das unpaare Heterochromosom oder Monosom bei späteren Autoren, als männlich bestimmendes Element zu betrachten sei.

Eine genauere Begründung der zytologischen Geschlechtsbestimmungslehre ist dann durch Wilson erfolgt. Wilson hat zunächst versucht, die Homologie zwischen den bei der Samenbildung der Hemipteren, Orthopteren und anderen Formen beobachteten Vorkommnissen durchzuführen. Danach kann das für die Geschlechtsbestimmung hauptsächlich in Betracht kommende Chromosom, das „X-Element", entweder als ein einzelnes Chromosom auftreten, welches bei der in den frühen Prophasen der Reifungsteilungen sich vollziehenden Syndese keinen Partner findet und daher bei der Reduktionsteilung, wenn die übrigen syndetisch verbundenen Paare wieder getrennt und die Paarlinge auf die beiden Schwesterzellen verteilt werden, nur der einen Hälfte der Samenzellen zugewiesen wird. Ein solches, wie

Fig. 138.



Spermatogenese der Hemipteren. Nach Wilson.

I. und II. Vertikalreihe: 2. Reifungsteilung. III.: Die dimorphen Samenzellen. IV.: Die Eizellen. V.: Zygoten. VI.: Diploide Chromosomenzahlen in beiden Geschlechtern. Die *X*-Elemente sind schwarz, die *Y*-Elemente schraffiert gezeichnet. — A Anasa (1 *X*-Element als Monosom). B Lygaeus (1 *X*-Element als großes Idiochromosom). C Thyanta (2 *X*-Elemente). D Gelastocoris (4 *X*-Elemente).

gesagt, auch als akzessorisches Chromosom oder Monosom bezeichnetes Heterochromosom tritt z. B. bei den Hemipteren Protenor (S. 83, Fig. 56, a und b, 1) und Anasa (Fig. 138, A) auf. In anderen Fällen, so bei Lygaeus (S. 84, Fig. 57; Fig. 138, B), wird das *X*-Element durch das größere der in der Zweizahl vorhandenen Idiochromosomen repräsentiert. Dieses findet in den Metaphasen der zweiten Reifungsteilung in dem kleinen Idiochromosom, dem „*Y*-Element", einen Partner, worauf bei diesem Teilungsakt selbst (Fig. 57, g, *i*; Fig. 138, B) das *X*-Element in die eine, das *Y*-Element in die andere Tochterzelle gelangt, so daß auch hier nur 50 Proz. der Samenzellen mit dem *X*-Element ausgestattet sind.

Bei einzelnen Hemipteren kann das *X*-Element auch durch 2, 3 oder 4 Elemente ersetzt sein. Zwei Elemente finden sich z. B. bei Thyanta (Fig. 138, C) und Syromastes, vier bei Gelastocoris (Fig. 138, D). Auch dann erhält nur die eine Hälfte der Samenzellen die *X*-Elemente, während die andere Hälfte das *Y*-Element übernimmt, oder, wie bei Syromastes, bei der Reduktionsteilung leer ausgeht.

Zuweilen, z. B. bei Nezara hilaris, ist der Unterschied zwischen dem *X*- und *Y*-Element sehr klein und kann in einzelnen Zellen ganz verschwinden [1]).

Der zweite Punkt, welchen Wilson hervorgehoben hat, betrifft die Verhältnisse im weiblichen Geschlecht. Bei mehreren Formen konnte nachgewiesen werden, daß in denjenigen Fällen, in welchen die Spermatogenese ein Monosom aufweist (Fig. 56, a, b, 1; Fig. 138, A, V, ♂), in der Ovogenese zwei entsprechende Gebilde gefunden werden (Fig. 56, c, 1,1; Fig. 138, A, V, ♀), und ebenso, daß, wenn in in den Spermatogonien zwei ungleich große Idiochromosomen auftreten (Fig. 57, a; Fig. 138, B, V, ♂), diese in den Ovogonien durch zwei dem größeren Idiochromosom gleichkommende Elemente ersetzt werden (Fig. 138, B, V, ♀). In den Ovocyten erster Ordnung werden die beiden, dem *X*-Element entsprechenden Chromosomen syndetisch verbunden und dann auf Grund der Reduktionsteilung wieder voneinander getrennt, und so werden sämtliche Eier mit einem *X*-Element ausgestattet und erhalten also alle den nämlichen Chromosomenbestand (Fig. 138, A und B, IV, ♀).

Es ergab sich also zunächst, daß die beiden Geschlechter sich durch ihre Chromosomenkomplexe unterscheiden, und zwar in der Weise, daß im weiblichen Geschlecht die diploide Zahl der Chromosomen n (gewöhnliche) + 2 *X*, die haploide, in den Eiern enthaltene Zahl $\left(\frac{n}{2} + X\right)$ beträgt, während im männlichen die diploiden Zahlen $n + X$ (Protenor-Typus) oder $n + X + Y$ (Lygaeus-Typus), die haploiden, in den Samenzellen vorhandenen Zahlen $\left(\frac{n}{2} + X\right)$ und $\left(\frac{n}{2}\right)$ bzw. $\left(\frac{n}{2} + X\right)$ und $\left(\frac{n}{2} + Y\right)$ auftreten. Ferner konnte ge-

[1]) Vgl. Wilson, Chrom. Stud. VII, 1911. Bezüglich weiterer Einzelheiten vergleiche besonders die Arbeiten von Wilson und Payne.

folgert werden, daß speziell im Falle des Protenor-Typus bei der Befruchtung einer Eizelle $\left(\frac{n}{2} + X\right)$ mit einer das X-Chromosom führenden Samenzelle $\left(\frac{n}{2} + X\right)$ der weibliche Chromosomenkomplex $(n + 2\,X)$, dagegen bei Befruchtung mit einer Samenzelle $\left(\frac{n}{2}\right)$ die männliche Chromosomengarnitur $(n + x)$ hergestellt wird.

Enthält das männliche Geschlecht, wie dies bei Lygaeus der Fall ist, in den Spermatogonien außer den n normalen Elementen zwei ungleich große Idiochromosomen $(n + X + Y)$, so haben die Samenzellen zur Hälfte den Chromosomenbestand $\frac{n}{2} + X$, zur Hälfte $\frac{n}{2} + Y$, während die Ovogonien $n + 2\,X$, die reifen Eizellen $\frac{n}{2} + X$ Elemente aufweisen. Auch hier wird durch Vereinigung der das X-Element führenden Samenzelle mit der Eizelle der weibliche Chromosomenbestand $(n + 2\,X)$ hergestellt, das X-Element der männlichen Zellen würde also ebenfalls einen weiblich bestimmenden Charakter haben.

Daß in der Tat bei Hemipteren, in deren Spermatogenese ein einzelnes X-Chromosom auftritt, nur einerlei Eier, und zwar solche vorkommen, deren Chromosomengarnitur derjenigen der weiblich bestimmenden Spermien entspricht, hat Morrill nachgewiesen.

Ein ähnlicher auf die Chromosomenverhältnisse bezüglicher Dimorphismus (sexuell digametisches oder heterogametisches Verhalten nach Wilson), wie bei den Spermatozoen der Hemipteren, ist auch bei zahlreichen Orthopteren, bei Coleopteren, Dipteren, Odonaten, sowie bei Myriapoden und Arachnoideen beobachtet worden. Man darf daher nach Wilson annehmen, daß in allen diesen Gruppen die Geschlechtsbestimmung in der nämlichen Weise wie bei den Hemipteren vor sich geht. Das gleiche gilt für eine Reihe von Nematoden[1]), so für Heterakis- und Strongylus-Arten, Angiostomum nigrovenosum und für die Gattung Ascaris. Bei A. megalocephala ist das Heterochromosom in der Regel mit einem der gewöhnlichen Chromosomen verschmolzen, nur zuweilen tritt es als ein selbständiges Element auf. Auch die Seeigel[2]) bilden zweierlei, in bezug auf die Chromosomen verschiedene Spermatiden aus.

---

[1]) Vgl. Boveri 1909 (Heterakis); Gulick, Arch. Zellf., Bd. 6, 1911 (Het., Strong.); Boring, Arch. Zellf., Bd. 4, 1909, u. Edwards, Arch. Zellf., Bd. 5, 1910 (Asc.); Boveri 1911; Schleip 1911 (Angiost.). Ein sehr schönes Photogramm der dimorphen Spermatiden hat v. Mulsow (Arch. Zellf., Bd. 9, 1912) für Ancyracanthus (aus der Schwimmblase der Forelle) gegeben. Vgl. auch Schleip 1912, S. 249, sowie Paula Hertwig, Abweich. Form d. Parth. b. Rhabditis pellio. Arch. mikr. Anat., Festschr. f. O. Hertwig 1920.

[2]) Nach Tennent und Baltzer. Vgl. Baltzer 1913.

Bei den Schmetterlingen waren auf Grund der vererbungsgeschichtlichen Befunde (S. 252, 255) nicht zwei Sorten von Spermien, sondern zweierlei Eier zu erwarten. In der Tat konnte Seiler bei einer Arktiide, Phragmatobia fuliginosa (Zimtbär), ein solches Verhalten beobachten.

Die Angaben über das Vorkommen von Geschlechtschromosomen bei Vögeln, die ja vererbungsgeschichtlichen Beobachtungen zufolge im weiblichen Geschlecht heterogametisch sind (S. 254), widersprechen sich. Guyers Beobachtungen, wonach beim Huhn, Perlhuhn und Taube im weiblichen Geschlecht ein Heterochromosom vorkommt, wurden von Boring und Pearl in Frage gezogen, ebenso sind auch von Winiwarters und Sainmonts Angaben über die Katze durch Gutherz (1918) bestritten worden. Letzterem Forscher zufolge liegen bisher bei Wirbeltieren noch keine sicheren Ergebnisse vor: Die Möglichkeit einer Umstimmung des Geschlechts bei Amphibien (S. 258) oder wenigstens der sekundären Geschlechtscharaktere bei Vögeln und Säugern (S. 247) lassen es möglich erscheinen, daß hier ein ganz anderer Prozeß der Geschlechtsdifferenzierung eingeschlagen ist. Über die gleichfalls noch ungeklärten Verhältnisse beim Menschen vgl. oben S. 92, sowie Gutherz, Arch. mikr. Anat., Bd. 79, II, 1912 und Federley (Spermatog. Mus silv.), Acta Soc. Sci. Fenn., Bd. 48, 1919, S. 28.

Bezüglich der höheren Pflanzen liegen keine sicheren Beobachtungen vor (vgl. Tischler 1915 [s. oben S. 96], S. 232). Bestimmte Angaben über verschiedene Chromosomensätze bei männlichen und weiblichen (haploiden) Gametophyten hat Ch. E. Allen (Proc. Amer. Philos. Soc., Vol. 58, 1919) für das Lebermoos Sphaerocarpos gemacht.

Für die Frage, ob wirklich gewisse Heterochromosomen zur Geschlechtsbestimmung in irgendwelcher Beziehung stehen, werden diejenigen Fälle von entscheidender Bedeutung sein, in welchen nicht sämtliche Eier befruchtet werden und im ganzen zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Individuen liefern, in welchen vielmehr außer den befruchteten auch unbefruchtete Eier zur Entwickelung gelangen, also die Fälle periodischer und unregelmäßiger (fakultativer) Parthenogenesis.

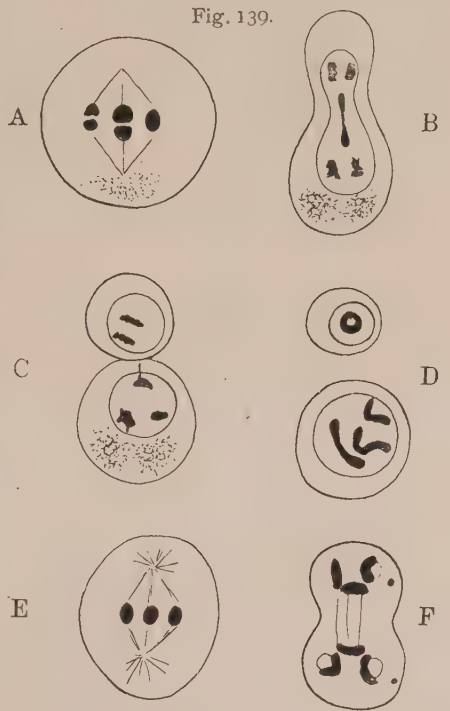
Es wird hier besonders von Interesse sein zu erfahren, auf welche Weise die unbefruchteten Eier bestimmt werden, und ob etwa bei den betreffenden Formen besondere Chromosomenverhältnisse vorkommen, welche mit der Chromosomentheorie im Einklang stehen und also ihrerseits wieder als eine Stütze der letzteren betrachtet werden können.

Speziell bei Rebläusen und Blattläusen gehen aus allen befruchteten Eiern weibliche Tiere hervor, und auf den ersten Anblick scheint dieses Verhältnis in der Tat im Widerspruch zu der Lehre zu stehen, daß bei den Insekten zwei verschiedene Klassen von Samenzellen vorkommen. Nun konnte aber für Aphis saliceti und in ähnlicher Weise für eine Phylloxera-Art gezeigt werden[1]), daß auch hier in der Spermatogenese eine der Reifungsteilungen, und zwar die erste eine asymmetrische ist (Fig. 139, A—C): das Heterochromosom, welches in der Samenmutterzelle (Spermatocyte I. O.)

[1]) Vgl. Morgan, v. Baehr.

neben zwei typischen, offenbar bivalenten Chromosomen auftritt, wird bei der Teilung nur der einen Samentochterzelle (Spermatocyte II. O.) zugeteilt (Fig. 139, C), so daß also eine Schwesterzelle mit drei ($2 + X$) und eine mit zwei Chromosomen entsteht. Während die erstere sich nochmals teilt (Fig. 139, E, F) und zwei mit je einem Abkömmling des X-Chromosoms ausgestattete Tochterzellen, d. h. also die X-Klasse der Samenzellen, liefert, degeneriert die mit nur zwei Chromosomen versehene Samentochterzelle (Fig. 139, D), so daß also eine Y-Klasse von Samenzellen nicht zur Entwickelung kommt. Da die X-Klasse diejenige der weiblich bestimmenden Samenzellen ist, so erklärt es sich, daß alle befruchteten Eier zu weiblichen Individuen sich entwickeln.

Fig. 139.



Spermatogenese von Aphis saliceti. Nach v. Baehr.

A—C erste Reifungsteilung. D kleine degenerierende und große Spermatocyte zweiter Ordnung. E—F zweite Reifungsteilung der großen Spermatocyte zweiter Ordnung.

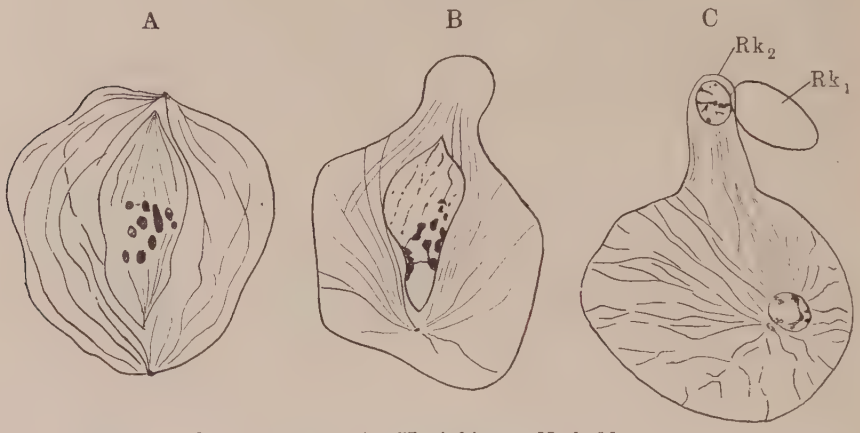
Bei Aphis saliceti macht übrigens das Heterochromosom während des ersten Teilungsaktes einen Versuch zur Durchteilung (Fig. 139, B) in ähnlicher Weise, wie dies für die Diminutionskörper von Ascaris und Cyclops gilt (S. 53, 55). Nachher wird es ungeteilt in die größere, durch eine einseitige Anhäufung von Mitochondrien schon vorher ausgezeichnete Schwesterzelle herübergezogen (C).

Auch bei den Bienen und Wespen, aus deren befruchteten Eiern bekanntermaßen ebenfalls nur Weibchen hervorgehen, ist eine Bildung rudimentärer Samenzellen beobachtet worden[1]). Bei der Honigbiene und ebenso bei der Holzbiene (Xylocopa) wird bei der ersten Teilung eine kernlose, rudimentäre Spermatocyte zweiter Ordnung abgeschnürt (Fig. 140, A, B). Die kernhaltige Tochterzelle liefert beim zweiten Teilungsakt einen zweiten kernhaltigen „Richtungskörper", welcher degeneriert, und eine einzige befruchtungsfähige Samenzelle (C). Bei Apis ist nach Nachtsheim der zweite Teilungsakt eine Äquationsteilung, so daß also die in den (unbefruchteten) Drohnen-Eiern enthaltene haploide Chromosomenzahl auch in den Samenzellen wiederkehrt. Auch bei Osmia cornuta findet nur eine Teilung statt, die mit der Bildung eines Richtungs-

[1]) Meves, Anat. Anz., Bd. 24, 1903, 1907 (Apis); Mark u. Copeland, Proc. Amer. Ac., Vol. 42, 1906; Vol. 43, 1907 (Vespa); Granata, Biologica, Vol. 2, Torino 1909; Monit. Zool. Ital., Vol. 24, 1913 (Xylocopa); Armbruster, Arch. Zellf., Bd. 11, 1913 (Osmia). Über die Chromosomenverhältnisse der Apiden im allgemeinen vgl. Nachtsheim, Arch. Zellf., Bd. 11, 1913, sowie Paula Hertwig 1920.

körpers verbunden ist und als Reduktionsteilung verlaufen soll. Dieser Teilung geht nicht, wie bei Apis und Xylocopa, ein abortiver Teilungsvorgang voran. Bei

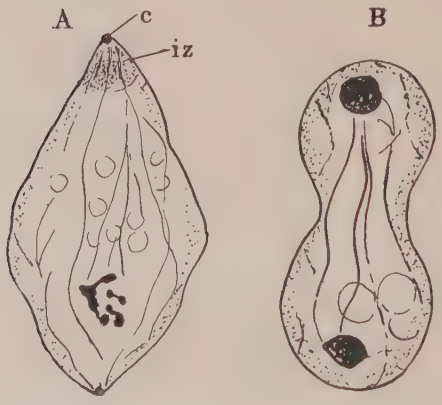
Fig. 140.



Spermatogenese der Honigbiene. Nach Meves.
A und B erste, C zweite Reifungsteilung.

den Wespen (Fig. 141) verläuft der erste Teilungsakt in ähnlicher Weise wie bei den Bienen, und zwar besteht hier der rein zytoplasmatische „erste Richtungskörper" vorwiegend aus dem einen Centrosom (*c*) und dem von der vorhergegangenen Teilung herrührenden „Spindelrestkörper" (interzonal body, *iz*). Die zweite Teilung liefert im Gegensatz zu den Bienen zwei gleichwertige Spermatozoen (Fig. 141, B).

Fig. 141.

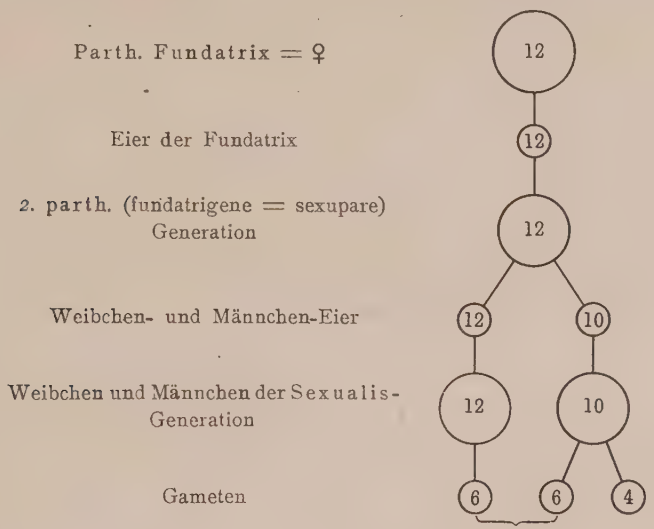


Spermatogenese von Vespa maculata.
Nach Mark und Copeland.
A erste, B zweite Reifungsteilung.

Bei den Bienen und Wespen sind nun allerdings die Chromosomenverhältnisse nicht genau bekannt, aber es liegt die Vermutung nahe, daß hier in ähnlicher Weise wie bei den Blattläusen und Rebläusen eine asymmetrische Verteilung von „Geschlechtschromosomen" stattfindet. Mindestens scheinen aber die Beobachtungen anzudeuten, daß die abortiven Samenelemente die Träger der männlich bestimmenden Faktoren sind, während sämtliche zur vollen Reife gelangenden Spermien weiblich determiniert sind. Es würde dann eine abgeleitete Form des arrheno-syngamen Geschlechtsbestimmungsmodus (S. 258) vorliegen.

Auch die zytologischen Verhältnisse bei komplizierteren Fortpflanzungserscheinungen, vor allem beim Wechsel einer geschlechtlichen Generation mit mehreren aufeinanderfolgenden parthenogenetischen oder einer getrennt-geschlechtlichen mit einer zwittrigen, befinden sich, soweit Beobachtungen vorliegen, mit der Mc Clung-Wilsonschen Theorie in gutem Einklang. Bei den Rebläusen und Blattläusen gehen, wie wir sahen, aus allen befruchteten Eiern parthenogenetische ♀♀ (Stamm-

mütter, Fundatrices) hervor, deren ebenfalls parthenogenetische Töchter unmittelbar die Geschlechtstiere (Sexuales) oder erst einige weitere parthenogenetische Generationen auf sich folgen lassen. Der erste Fall ist von Morgan bei Phylloxera fallax u. a. Arten studiert worden (s. beifolg. Schema). Er konnte zeigen, daß die in den befruchteten Eiern, sowie in den Zellkernen der Stammutter enthaltene diploide Zahl (12) auch in der zweiten parthenogenetischen Generation und in den Geschlechtsweibchen erhalten bleibt, weil bei der Eireife parthenogenetischer ♀♀ nur ein Richtungskörper gebildet wird und keine Reduktion erfolgt. Bei der Bildung der befruchtungsbedürftigen Eier findet wahrscheinlich in der üblichen Weise eine Reduktion der Chromosomen auf die haploide Zahl (6) statt. Die Männchen-Eier und Männchen



enthalten nur 10 Chromosomen (vermutlich infolge Ausstoßung zweier Chromosomen), und bei der Samenbildung werden infolge unsymmetrischer Verteilung der Chromosomen (ähnlich wie bei Aphis saliceti, s. Fig. 139) befruchtungsfähige Samenzellen mit 6 und degenerierende mit 4 Elementen gebildet.

Bei dem Nematoden Angiostomum nigrovenosum besitzen die ♀♀ der getrenntgeschlechtlichen Generation 12 Chromosomen und bilden reife Eier mit 6 Chromosomen, die 11-chromosomigen ♂♂ erzeugen Spermien mit 6 und 5 Chromosomen, von denen nur die ersteren befruchtungsfähig sind. Die zweite, zwittrige, in der Lunge des Frosches lebende Generation ist also 12-chromosomig und erzeugt Eier mit 6 Chromosomen und, auf Grund eines in der Hälfte der Spermatiden stattfindenden Eliminationsprozesses, zweierlei Samenzellen mit 6 und 5 Chromosomen (Boveri, Schleip).

Die Ansicht, daß die Heterochromosomen in enger Beziehung zur Geschlechtsbestimmung stehen, hat neuerdings durch Beobachtungen Seilers eine besonders kräftige Stütze erhalten. Schon R. Hertwig [1]) hatte die Tatsache, daß aus überreifen Froscheiern ein Überschuß an Männchen entsteht, durch die Annahme zu erklären versucht, daß die Überreife irgendwie die Verteilung der Geschlechtschromosomen

[1]) R. Hertwig 1912, S. 93. Vgl. hierzu Witschi, Arch. mikr. Anat., Bd. 85 u. 86, 1914.

beeinflußt (S. 258, 260). Nun konnte Seiler bei einer Sackspinner- (Psychiden-) Art (Talaeporia tubulosa) in der Tat nachweisen, daß in überreifen Eiern und ebenso bei höherer Temperatur das X-Chromosom bei der ersten Reifungsteilung des Eies mit Vorliebe in das Ei, bei Kälte in den ersten Richtungskörper wandert. Da bei Schmetterlingen das Weibchen heterogametisch ist und daher weiblich bestimmte Eier ohne X-Chromosom, männlich bestimmte mit einem solchen besitzen (S. 382), so wird im ersten Falle ein Überschuß an ♂♂ erzeugt, im letzteren Falle das Sexualverhältnis zugunsten der ♀♀ verschoben, — das erste Beispiel einer willkürlichen Beeinflussung des Chromosomenmechanismus und der mit ihm zusammenhängenden Geschlechtsbestimmung.

Es erhebt sich nun die Frage, welcher Art die kausalen Beziehungen zwischen den „Geschlechtschromosomen" und der Geschlechtsbestimmung sind. Zunächst liegt es nahe, daran zu denken, daß die betreffenden Chromosomen eigentliche Geschlechtsbestimmer sind, genauer gesagt, daß sie die Träger gewisser Agenzien oder Faktoren darstellen, deren Anwesenheit in den betreffenden Keimen die Entfaltung des männlichen oder weiblichen Geschlechts, und zwar sowohl der primären, als auch der sekundären Sexualcharaktere hervorruft. Die Geschlechtschromosomen würden danach auf Grund besonderer Qualitäten, durch welche sie von den übrigen Chromosomen unterschieden sind, wirksam sein (Qualitätshypothese).

Wenn nun wirklich, der Qualitätshypothese zufolge, die Geschlechtschromosomen die Träger der Geschlechtsfaktoren sind, so ist zu erwarten, daß die Chromosomenspaltungen und -verbindungen, wie sie besonders bei den Hemipteren und Orthopteren beobachtet werden, den sichtbaren Ausdruck für eine Spaltung und Wiedervereinigung männlich und weiblich bestimmender Erbeinheiten bilden, daß also das Schicksal der Geschlechtschromosomen in der Reifung, Befruchtung und Ontogenese den experimentell zu ermittelnden Vererbungsgang der Geschlechtsfaktoren widerspiegelt. In der Tat ist es in hohem Maße bemerkenswert, daß die Ergebnisse, zu welchen einerseits die zytologische Forschung, andererseits die Untersuchung der Vererbungserscheinungen sogenannter geschlechtsgebundener (-bedingter, -begrenzter[1]) Merkmale (S. 252) geführt hat, sich sehr genau decken, namentlich hinsichtlich der Vorstellung, daß das eine Geschlecht als heterogametisch (heterozygot), das andere als homogametisch (homozygot) zu betrachten ist.

[1]) Es wird neuerdings vielfach unterschieden zwischen geschlechtsgebundenen (sex-linked) Merkmalen, die in engem Zusammenhang mit dem Geschlecht vererbt werden, jedoch in beiden Geschlechtern vorkommen können, und den geschlechtsbegrenzten (sex-limited) Merkmalen, die normalerweise nur in einem Geschlechte vorkommen (sekundäre Geschlechtscharaktere). Vgl. Nachtsheim 1919, S. 123.

Immerhin stoßen die Versuche, die Homologisierung der beiderseitigen Ergebnisse durchzuführen[1]), auf größere Schwierigkeiten, als man zunächst erwarten sollte, und insbesondere läßt sich die scheinbar zunächstliegende Annahme, daß z. B. bei den Hemipteren das *X*-Chromosom den Weiblichkeitsfaktor *F* enthalte — es sind ja die *X*-führenden Spermien, die die weibliche Chromosomengarnitur herstellen! —, leicht als unrichtig nachweisen. In diesem Falle würde ja die Formel für das ♀ *FF*, für das ♂ $Ff_{\cdot}$ lauten, und für das ♂ würde also anzunehmen sein, daß die Abwesenheit des Faktors (also *f*) dominant ist über die Anwesenheit (*F*), was unseren sonstigen Anschauungen widerspricht.

Auch hier kommt man am ehesten mit der Vorstellung aus, daß in jedem Geschlecht beide Zustände durch besondere Erbeinheiten vertreten sind (S. 255), etwa in der Weise, wie dies Morgan (1911) und Goldschmidt (Einführung, 1. Aufl., 1911) unabhängig voneinander versucht haben. Im Falle der Heterogametie des männlichen Geschlechts wäre dann folgendes anzunehmen: die *X*-Chromosomen sind die Träger eines Weiblichkeitsfaktors *F*, während das *Y*-Chromosom für das Geschlecht nicht in Betracht kommt und ein anderes, morphologisch noch nicht festzustellendes und in beiden Geschlechtern in der Zweizahl vorkommendes Element *Z* den Männlichkeitsfaktor mitführt. Die Chromosomensätze sind also im männlichen Geschlecht (im Falle des Lygaeus-Typus) ... *ZZ.XY*, im weiblichen ... *ZZ.XX*, die entsprechenden Faktorenkombinationen *MM.Ff* und *MM.FF*. Nimmt man noch an, daß 1 *X*-Chromosom eine geringere, 2 *X*-Chromosomen einen stärkeren Einfluß auf die Zelle ausüben als die beiden *Z*-Chromosomen, so genügen die Formeln in der Tat als Symbole sowohl für die Verteilungsweise der Chromosomen, als auch für den Erbgang der Faktoren.

Nach dieser Auffassung würde neben der Qualität der *X*- und *Z*-Chromosomen auch ihre Zahl, also die Quantität auf die Bestimmung des Geschlechtes von Einfluß sein, und so nähert sich diese Auffassung bereits den sogenannten Quantitätshypothesen[2]).

Nach dieser würden die *X*- oder Geschlechtschromosomen der männlichen und weiblichen Zellen die gleiche Art von Wirksam-

[1]) Vgl. Bateson u. Saunders 1902 (s. Kap. 22/23, S. 232); Castle 1903, 1909; Wilson, Stud. chrom. III, 1906, 1909, 1911, 1913; ferner Schleip 1912, S. 289, und Correns u. Goldschmidt 1913, S. 117 ff.

[2]) Ohne Kenntnisse von der Mc Clungschen Hypothese hatte ich es schon vor einer Reihe von Jahren als möglich bezeichnet, daß nicht sämtliche Chromosomen eines und desselben Kernes in bezug auf die Bestimmung des Geschlechts in einer Richtung wirksam sind, sondern daß es im Kern männliche und weibliche Untereinheiten gibt, und daß jeweils die Majorität derselben ausschlaggebend ist. Vgl. 1902 (s. Kap. 7, S. 77), S. 394, sowie Ziegler 1905, S. 40. Mit der im folgenden skizzierten Hypothese berührt sich auch sehr nahe die Anschauung von R. Hertwig, wonach die jeweilige Kernplasmarelation geschlechtsbestimmend wirkt. Vgl. Verh. D. Zool. Ges. 1905, S. 195, sowie v. Malsens Dinophilus-Arbeit (Arch. mikr. Anat., Bd. 69, 1907), und Schleip 1912, S. 282.

keit besitzen, und es würde ausschließlich von der Zahl und relativen Größe der in die Zygote eintretenden Geschlechtschromosomen abhängen, welches Geschlecht erzeugt wird. Nun enthalten aber bei den Hemipteren, bei welchen zweierlei Spermatozoen bestehen, die weiblich bestimmten Eier mehr Chromosomensubstanz, als die männlich bestimmten, und man könnte daher denken, daß eben infolge der Vermehrung der Chromosomensubstanz die im Keim sich abspielenden Stoffwechselvorgänge einen anderen, vielleicht intensiveren Verlauf nehmen, und daß diese Änderung bzw. Erhöhung der metabolischen Zelltätigkeiten die Bestimmung zum Weibchen im Gefolge hat [1]).

Anders ausgedrückt: eine Dosis *X*-Elemente bewirkt den männlichen, zwei Dosen den weiblichen Zustand (Bateson).

Die Quantitätshypothese steht mit der Beobachtung im Einklang, daß bei Dinophilus, bei den Rotatorien und Phylloxeren die mit Nährmaterial reicher ausgestatteten, also offenbar metabolisch intensiver tätigen Eier weiblich, in diesem Falle allerdings progam weiblich bestimmt sind. Andererseits stehen ihr natürlich solche Fälle im Wege, in denen die beiden Geschlechter den gleichen Chromosomenbestand besitzen oder das männlich bestimmende Spermatozoon die größere Menge von Chromosomensubstanz erhält [2]). Auch ist es schwer vorstellbar, daß in den verhältnismäßig sehr großen Insekteneiern so geringfügige Quantitätsunterschiede einen entscheidenden Einfluß ausüben, und daß bei diesen von Spezies zu Spezies wechselnden Quantitätsunterschieden immer gerade die Alternative männlich-weiblich in reiner Form und nicht häufiger ein zum Zwittertum neigender Zustand herauskommt. Stellt man sich vollends auf den Boden der Anschauung, daß die Heterochromosomen mindestens zu einem großen Teil im Abbau befindliche Elemente sind — worauf namentlich die Verhältnisse bei den Kopepoden mit großer Bestimmtheit hinweisen —, so wird man sich schwer der Quantitätshypothese anschließen können.

Ich selbst habe eine dritte Auffassung vertreten, welche man als Indexhypothese bezeichnen kann [3]). Danach vermögen die Heterochromosomen weder auf Grund besonderer qualitativer Eigenschaften noch vermittelst bestimmter Mengenverhältnisse das Geschlecht der Keimzellen zu beeinflussen. Sie unterscheiden sich vielmehr von den übrigen Chromosomen nur durch ihre Größe, eventuell auch ihren physikalischen Zustand (Dichtigkeit, Adhäsionsvermögen usw.), jedenfalls nur durch solche Eigenschaften, welche mit ihrem Charakter als wenig modifizierter, im Abbau befindlicher Elemente zusammenhängen. Sie

---

[1]) Vgl. besonders Wilson 1906; Boveri, Sitzber. Würzb. 1908/09.

[2]) Unter den Hemipteren weist Nezara (s. oben S. 380) in gewissem Sinne das erstgenannte, Atolla das letztere Verhältnis auf. Vgl. Payne, Biol. Bull., Vol. 16, 1909; Buchner, Arch. Zellf., Bd. 5, 1910.

[3]) Vgl. Haecker 1907, S. 64; Morgan 1909; Montgomery 1910; Buchner, Arch. Zellf., Bd. 5, 1910. Siehe auch Woltereck, Verh. D. Zool. Ges. 1911, S. 168, Anm.

werden auch durch Faktoren physikalischer Art (Plasmaströmungen, Gleichgewichtsverschiebungen) veranlaßt, in die schon vorher durch andere Faktoren einseitig determinierten Samenzellen einzutreten, und stellen demnach höchstens einen Index für die bereits vollzogene Geschlechtsbestimmung dar.

Manche, durch keine der anderen Hypothesen erklärten Verhältnisse würden vom Boden der Indexhypothese aus verstanden werden. Wenn z. B. bei Aphis saliceti (S. 383, Fig. 139) die eine Tochterzelle schon während der ersten Teilung durch Größe und Mitochondrienbildung ausgezeichnet ist, wenn ferner das Heterochromosom bei diesem Teilungsschritt den Versuch macht, sich seinerseits symmetrisch zu teilen und nachträglich in die durch die angegebenen Merkmale schon vorher ausgezeichnete Tochterzelle herübergezogen wird, so kann man schwer glauben, daß das Heterochromosom während und nach der Teilung eine andere als eine passive Rolle spielt. Ebenso sind bei Phylloxera diejenigen Eier, welche eines der X-Elemente eliminieren und damit auf den männlichen Chromosomenbestand kommen, schon vor der Elimination durch ihre geringere Größe von den Weibcheneiern unterschieden.

Für die Indexhypothese scheint auch das Fehlen sicherer Beobachtungen über Geschlechtschromosomen bei höheren Pflanzen zu sprechen [1]), sowie die schon oben (S. 257) kurz erwähnten Befunde, welche Whitman und Riddle bei Tauben gemacht haben.

Wenn bei Gattungskreuzungen (z. B. Lachtaube × Turteltaube) durch fortgesetzte Wegnahme der Gelege die Brutzeit künstlich verlängert wird, so werden zunächst, wie überhaupt bei Kreuzung entfernter stehender Vogelspezies (Guyer 1909, s. oben S. 199), fast nur Männchen, gegen Herbst dagegen vorwiegend Weibchen erzeugt. Ferner ist bei Reinzucht von Wildformen das erste Ei jedes Geleges meist männlich, das zweite weiblich. Endlich zeigt es sich, daß die Eier mit männlicher Tendenz im ganzen durch einen stärkeren Metabolismus oder Stoffumsatz (stärkeres Oxydationsvermögen), höheren Wassergehalt und geringeren Gehalt an Fett und Phosphatiden von den weiblich bestimmten unterschieden sind und daß durch künstliche Hebung und Senkung des Metabolismus noch in den wachsenden Ovocyten das Geschlecht umgestimmt werden kann. Alle diese Beobachtungen, besonders auch die Möglichkeit, Eier mit ursprünglich weiblicher prospektiver Potenz, wie es die zweiten Eier der Gelege sind, durch Bastardbefruchtung männlich umzustimmen, sprechen gegen die Annahme, daß eine differentielle Reifungsteilung für die Geschlechtsbestimmung maßgebend sei, und so kommt auch Riddle zu der Ansicht, daß die chromosomale Konstitution der Keimzellen nicht eine causa efficiens, sondern nur einen „Index", eine Anpassung an eine bestimmte, für das einzelne Geschlecht typische Höhe des Metabolismus, vielleicht auch ein Hilfsmittel zur Festhaltung dieser Höhe unter normalen Umständen darstellt (also etwa wie der Regulator einer Dampfmaschine wirkt) [2]).

---

[1]) Ö. Winge 1917 (s. Kap. 9, S. 95), S. 209.

[2]) Vgl. Riddle 1917, S. 354; 1917a, S. 20. In ähnlicher Weise hat schon Wilson (1910, S. 585) zwischen Qualitäts- und Indexhypothese zu vermitteln versucht. Auf einen verschiedenen Metabolismus (vorwiegend katabolische Prozesse beim ♂, relativer Anabolismus beim ♀) haben schon P. Geddes und J. A. Thomson (The evol. of sex. London 1889) die Geschlechtsunterschiede zurückgeführt.

Alles in allem wird man mindestens die Möglichkeit im Auge haben müssen, daß die Geschlechtschromosomen nur Indizes der Geschlechtsbestimmung darstellen, ähnlich wie ja auch bei manchen Oenothera-Mutanten mit erhöhter Chromosomenzahl die Frage noch offen steht, ob die Form und Zahl der Chromosomen den äußeren Habitus bedingt oder ob eine primäre Umänderung des Genotypus, außer in Abänderungen äußerer Merkmale, auch in solchen des Chromosomensatzes in Erscheinung treten kann [1]).

Welche der hier aufgezählten Hypothesen auch den tatsächlichen Verhältnissen am nächsten kommen mag, auf alle Fälle wird man sich hier noch die eine Frage vorzulegen haben, ob durch die Geschlechtschromosomen oder durch irgendwelche andere vor oder während der Ei- und Samenreife und Befruchtung wirkende Faktoren der geschlechtliche Charakter der Keimzellen wirklich endgültig bestimmt, nach Wilson prädeterminiert wird, oder ob die Keimzellen nur nach einer bestimmten Richtung hin gestimmt, nach Wilson prädestiniert sind, im übrigen aber beide Potenzen in sich einschließen [2]). Während nun bei ausgesprochen progamer Bestimmung (S. 257) die Geschlechtszellen unwiderruflich determiniert erscheinen, sprechen manche Beobachtungen auf tierischem und pflanzlichem Gebiete (S. 247) [3]) dafür, daß auch bei getrennt geschlechtlichen (diöcischen) Formen der erwachsene Organismus in Wirklichkeit hermaphroditischer Natur sein kann, was wiederum auf einen hermaphroditischen Charakter der Keimzellen, aus welchen er hervorgegangen ist, hindeutet. Die Keimzellen würden dann also, auch wenn die Qualitäts- oder die Quantitätshypothese richtig wäre, nicht endgültig determiniert sein, sondern sie haben eine bestimmte Geschlechtstendenz, sind in bestimmter Weise prädestiniert, d. h. von den beiden Potenzen ist nur die eine im „aktiven", entfaltungsfähigen Zustand, während sich die andere in einer „latenten", mindestens in einer weniger entfaltungsfähigen Verfassung befindet. Diese Auffassung würde im Einklang stehen mit der in diesem Buche zu wiederholten Malen in den Vordergrund gestellten Hypothese von einer vielseitigen Potenz (Pluripotenz) des Artplasmas.

Morgans Lokalisationstheorie. Wie mehrfach angedeutet wurde, hat die Chromosomenhypothese der Vererbung neuerdings einen weiteren Ausbau erfahren durch die Versuche Morgans und seiner Schüler, die einzelnen Erbeinheiten in einzelne Chromosomen

[1]) Vgl. Stomps 1916 (s. Kap. 28, S. 302), S. 156; Bally, Zeitschr. ind. Abst., Bd. 20, 1919, S. 226.

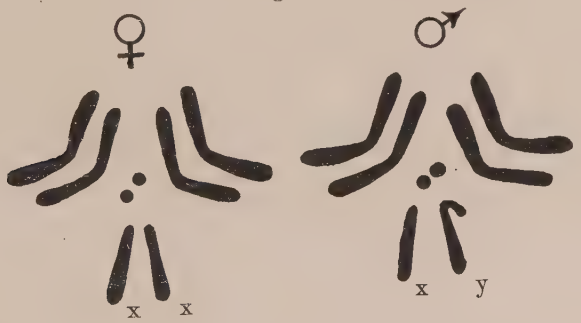
[2]) Vgl. Correns 1907; Morgan (Exp. Zool., New York 1907; 1911, s. Kap. 25, S. 261); F. R. Lillie (Sci., N. S., Vol. 25, 1907); Wilson 1909.

[3]) Auch das Vorkommen von Zuchten mit „intersexuellen" Individuen, wie es von Riddle (Amer. Nat., Vol. 50, 1916) bei Taubenbastarden, von Goldschmidt (s. S. 255) beim Schwammspinner und von Banta (Proc. Nat. Ac. Sci., Vol. 4, 1918) bei Cladoceren beobachtet wurde, ist in gewissem Sinne hierher zu rechnen.

und Teile von solchen zu lokalisieren, und zwar auf Grund vererbungsgeschichtlicher und zytologischer Untersuchungen, deren Hauptgegenstand bisher die Tau- oder Fruchtfliege, Drosophila ampelophila, gewesen ist. Da in dieser Lehre auch die Geschlechtschromosomen eine wichtige Rolle spielen, so kann erst an dieser Stelle über ihren Inhalt näher berichtet werden.

Die diploide Chromosomengarnitur setzt sich beim Weibchen dieser Fliege aus vier Paaren zusammen, von denen die zwei längsten Paare aus V- oder hantelförmigen, ein drittes (*X*, *X*) aus stäbchenförmigen und das vierte aus zwei kugelförmigen Elementen besteht (Fig. 142, ♀). Beim Männchen ist das eine stäbchenförmige Element (*Y*) größer als das andere (in der schematischen Fig. 142, ♂ durch

Fig. 142.



Chromosomengarnituren von Drosophila, schematisch.
Nach Morgan, Sturtevant, Muller und Bridges aus Nachtsheim.

einen Haken gekennzeichnet). Bei den Reifungsteilungen entstehen also einerlei (*X*-) Eier, dagegen zweierlei (*X*- und *Y*-) Samenzellen. Offenbar stellen also die *X*- und *Y*-Elemente die Geschlechtschromosomen dar [1]).

Auf der anderen Seite ergab die Prüfung von mehr als 100 in den Drosophila-Kulturen aufgetretenen Mutationen, daß die neu entstandenen Merkmale, die sich auf Körperfarbe, Augenfarbe, Augenform, Flügelgröße u. a. beziehen, gruppenweise vererbt werden, und zwar lassen sich, entsprechend der Zahl der Chromosomenpaare, vier Gruppen von Merkmalen unterscheiden. Jeweils die zu einer Gruppe gehörigen, gemeinsam übertragbaren, also korrelativ gebundenen Merkmale werden als **gekoppelt** bezeichnet. Etwa 50 Merkmale sind geschlechtsgebunden und bilden die Gruppe I, ihre Anlagen sind offenbar in den Geschlechtschromosomen lokalisiert. Als Träger der beiden Gruppen II und III sind die beiden großen Paare, als Träger der

[1]) Die nämliche Chromosomengarnitur findet sich wiederholt bei Drosophiliden. Bei anderen schwankt die Zahl der Paare zwischen 6 (z. B. bei D. repleta) und 3. Bei allen Dipteren sind die Chromosomen, auch der somatischen Zellen, und zwar von der ersten Furchung an zu Paaren vereinigt (s. oben S. 376). Vgl. Metz 1916.

sehr wenig umfangreichen Gruppe IV die kugeligen Chromosomen anzusehen. Zur ersten Gruppe von Mutanten gehören u. a. die weiße Augenfarbe (Faktor *w*), die gegenüber der normalen roten Augenfarbe (Faktor *W*) rezessiv ist, und ebenso die Eosinfarbe des Auges, die gewissermaßen als degressive Mutation in einer weißäugigen Kultur entstanden war und gegenüber Weiß dominiert, gegen Rot rezessiv ist. Noch eine Reihe von anderen Augenfarben (z. B. kirschrot, rubinrot, zinnoberrot in Gruppe I, purpurrot in II, pfirsichfarben und sepiafarben in Gruppe III) werden unterschieden [1]).

Von besonderem Interesse sind die Erscheinungen der geschlechtsgebundenen Vererbung, die sich unter der Annahme, daß das *Y*-Chromosom eine Art von rudimentärem Charakter hat und die durch die *X*-Chromosomen bedingten Eigenschaften nicht beeinflussen kann, erklären lassen [2]). Z. B. entstehen bei Kreuzung eines weißäugigen Männchens mit einem rotäugigen Weibchen in F_1 rotäugige ♂♂ und ♀♀. In F_2 treten rotäugige ♀♀, rotäugige ♂♂ und weißäugige ♂♂ im Verhältnis von 50:25:25 auf (I); bei Rückkreuzung eines heterozygoten rotäugigen ♀ mit einem weißen ♂ ergeben sich je 25 Proz. rotäugige ♀♀, weißäugige ♀♀, rotäugige ♂♂ und weißäugige ♂♂ (II), während die Kreuzung eines weißäugigen ♀ mit einem rotäugigen ♂ nur rotäugige ♀♀ und weißäugige ♂♂ liefert (III) [3]). Die Fig. 143 gibt in ihrem oberen Teil die Erklärung für den Fall III: das weißäugige ♀ liefert nur *w*-Gameten, das rotäugige ♂ *W*-Gameten (*W* bedeutet den Rot-Faktor) und indifferente, das *Y*-Chromosom führende Gameten. Die Verbindung *w*-Eier + *W*-Spermien ergibt rotäugige ♀♀, da $W > w$, während die das *Y*-Chromosom führenden Gameten des rotäugigen ♂ beim Zusammentreffen mit *w*-Gameten trotz ihrer Herkunft von der dominanten Rasse keinen Einfluß ausüben können, so daß bei den männlichen Individuen die weiße Augenfarbe durchschlägt. Die untere Hälfte der Fig. 143 erläutert den Fall II.

Gewisse Anomalien in der Verteilung der geschlechtsgebundenen Merkmale, wie sie z. B. bei Kreuzung eines weißäugigen ♀ mit einem rotäugigen ♂ entstehen, können durch die Annahme erklärt werden, daß bei der Reifung gelegentlich eine anomale Verteilung der Geschlechtschromosomen stattfindet, in der Weise, daß bei einem gewissen Prozentsatz der Eier die Trennung der *X*-Chromosomen unterbleibt und daher entweder beide *X*-Chromosomen in das Ei oder beide in den Richtungskörper wandern. Es liegt der Ausfall einer Spaltung, eine **non-disjunction** vor. In der Tat wurden von Bridges bei Weibchen,

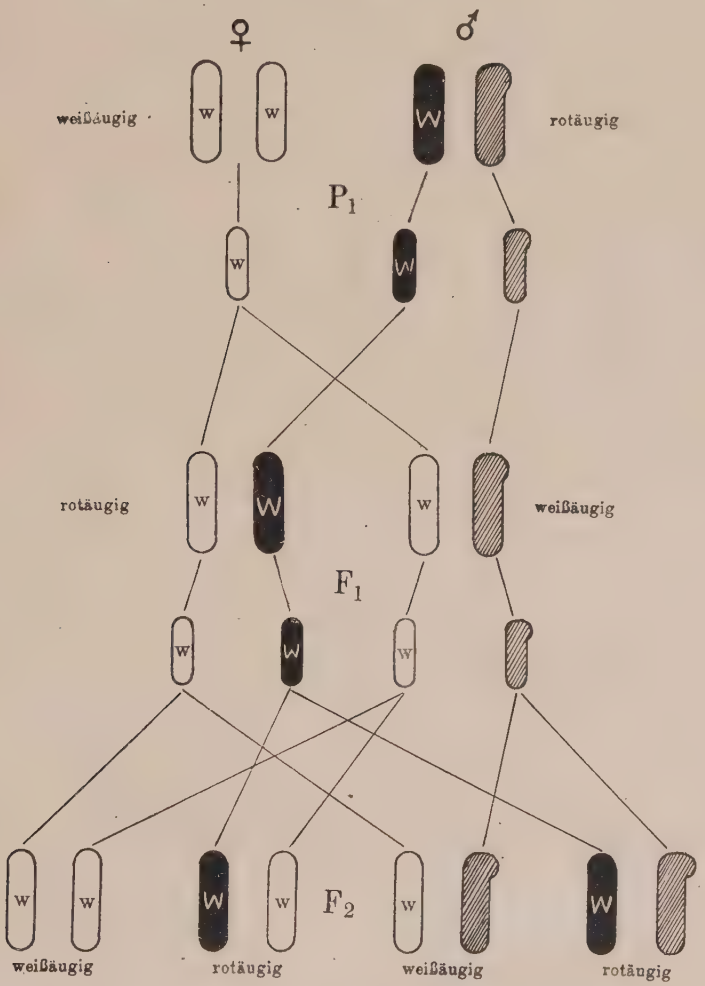
[1]) Einige kolorierte Abbildungen der Augenfarbe finden sich bei Morgan 1912.

[2]) Bei dem bekannten Zierfisch Lebistes reticulatus (guppyi) sind möglicherweise die geschlechtsbegrenzten Zeichnungscharaktere des Männchens im *Y*-Chromosom, also nicht im eigentlichen Geschlechtschromosom lokalisiert (Joh. Schmidt, Compt. rend. Labor. Carlsberg, Vol. 14, 1920).

[3]) Vgl. die früher (S. 254) besprochenen reziproken Hühnerkreuzungen.

die gegen Erwarten weißäugig waren, auch abnorme Chromosomensätze gefunden, die nur durch Befruchtung eines solchen *X X*-Eies durch ein *Y*-Spermium entstanden sein können (Fig. 144).

Fig. 143.



Verhalten der Geschlechtschromosomen und der geschlechtsgebundenen Faktoren bei Kreuzung eines weißäugigen ♀ und eines rotäugigen ♂.
Nach Morgan, St., M. u. B.

Wie wir sahen, erscheinen speziell die geschlechtsgebundenen Merkmale bei der Vererbung als untereinander gekoppelt. Nun zeigt es sich aber, daß bei einem gewissen, für die einzelnen Merkmale charakteristischen Prozentsatz von Individuen die Korrelation offenbar gebrochen wird, so daß auch unerwartete Kombinationen auf-

treten. So sind z. B. goldgelbe Körperfarbe (Faktor *g*) und Weißäugigkeit (Faktor *w*) beide geschlechtsgebunden und erscheinen demgemäß in der Regel miteinander gekoppelt. Indessen treten bei der Kreuzung gelb-weißäugig (*gg . ww*) × grau-rotäugig (*GG . WW*) in F_2 neben den erwarteten gelb-weißäugigen und grau-rotäugigen Individuen auch einzelne gelb-rotäugige und grau-weißäugige auf. Es wird dies auf einen in einem bestimmten Prozentsatz der Eier (in

Fig. 144. Fig. 145.

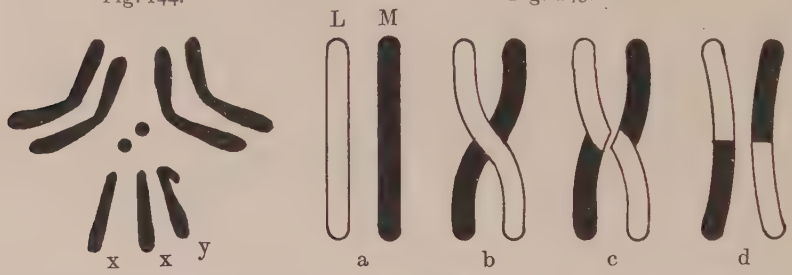
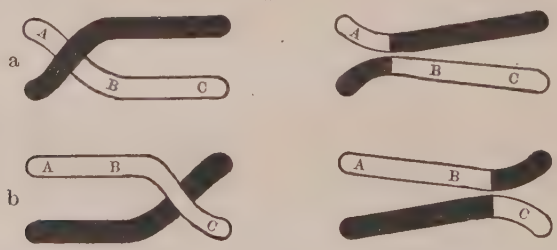


Fig. 144. Chromosomengarnitur des *X X Y*-♀. Nach Morgan, St., M. u. B.
Fig. 145. Chiasmatypie. Nach Muller aus Nachtsheim.

diesem Falle bei 1 Proz.) stattfindenden **Faktorenaustausch** zurückgeführt, der auf Auswechselung (Crossing-over) von Teilen nebeneinanderliegender Chromosomen $\left|\frac{y}{w}\right|\left|\frac{Y}{W}\right|$ und somit auf der Entstehung der Chromosomentypen $\left|\frac{Y}{w}\right|$ und $\left|\frac{y}{W}\right|$ beruhen soll.

Bei dieser Auswechselung soll die in den Prophasen der ersten Teilung häufig beobachtete, von Janssens (s. S. 360) als **Chiasmatypie**

Fig. 146.



Einfaches Crossing-over. Nach Muller aus Nachtsheim.

bezeichnete paarweise Umeinanderwickelung der Chromosomen eine Rolle spielen, indem eben an den Kreuzungsstellen ein Auseinanderbrechen der Chromosomen und eine Umlagerung der Teilstücke erfolgen kann [1]). So können z. B. (Fig. 145) in zwei nebeneinander-

[1]) Ein derartiges Crossing-over ist von mir bei Cyclops als Symmixis beschrieben worden (S. 360).

liegenden Chromosomen *L* und *M* die in der unteren Hälfte von *L* linear angeordneten Erbfaktoren gegen die in der unteren Hälfte von *M* befindlichen ausgetauscht werden. Wenn Kreuzung und Auseinanderbrechen an verschiedenen Stellen der Chromosomen erfolgen kann, so werden sich verschiedene Möglichkeiten eines Austausches ergeben, und zwar werden offenbar zwei Faktoren um so seltener voneinander getrennt, je näher sie innerhalb des Chromosoms einander liegen. Nimmt man z. B. drei Faktoren *A*, *B*, *C* an, so werden die beiden weit auseinanderliegenden Faktoren *A* und *C* bei beiden in Fig. 146 dargestellten Überkreuzungsarten, *A* und *B* dagegen nur bei einer Art voneinander getrennt werden. Der Prozentsatz der Fälle, in denen zwei sonst gekoppelte Erbfaktoren bei den Vererbungsexperimenten getrennt erscheinen, ist also Ausdruck ihres Abstandes innerhalb des Chromosoms, und es kann also, wenn für eine Anzahl von Merkmalen dieser Prozentsatz und damit der Grad der Koppelung feststeht, der gegenseitige Abstand der betreffenden Erbfaktoren und ihre lineare Anordnung innerhalb des Chromosoms berechnet werden, so daß es also möglich ist, die „Architektur" der Chromosomen zu ermitteln oder, wie Baur sagt, eine „topographische Karte" der Lokalisation anzufertigen.

Die Lokalisationslehre Morgans und seiner Schüler hat sehr rasch Anhängerschaft gewonnen, selbst die Anschauungen über die Architektur der Chromosomen sind mit Sympathie aufgenommen worden, und Forscher, welche früher die einfache Annahme einer unreinen Spaltung ablehnten, haben sich mit der viel künstlicheren Hypothese des durch Crossing-over bedingten Faktorenaustausches befreundet. Indessen sind von verschiedenen Seiten, besonders gegen die Morgansche Crossing-over-Hypothese, teils zytologische (Winge)[1], teils theoretische Bedenken (Trow) und ebenso gegen die Annahme einer linearen Anordnung der Erbfaktoren innerhalb der einzelnen Chromosomen Einwände erhoben worden (Castle)[2]. Jedenfalls muß abgewartet werden, ob einige grundlegende Voraussetzungen der Theorie — wie die scharfe Unterscheidbarkeit der einzelnen Merkmale, z. B. der Augenfarbe, die zytologischen Beobachtungen besonders über die Chiasmatypie und die Brauchbarkeit des statistischen Verfahrens — vor einer weiteren an anderen Objekten ausgeführten Prüfung standhalten.

---

[1]) O. Winge, Journ. Genet., Vol. 8, 1919 (Lathyrus), hält die Synapsis für die Phase, in welcher der Faktorenaustausch stattfindet.

[2]) Castle, Proc. Nat. Ac. Sci., Vol. 5, 1919 u. a. a. O. Über die betreffende Diskussion vgl. Metz, ebenda, Vol. 6, 1920, S. 164.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 35.

Baehr, W. B. v., Die Oogenese bei einigen vivip. Aphididen und die Spermatog. von Aphis saliceti usw. Arch. Zellf., Bd. 3, 1909.
Baltzer, F., Über d. Herkunft d. Idiochromos. b. Seeigeln. Sitzber. Phys.-Med. Ges. Würzburg 1913.
Boveri, Th., Über „Geschlechtschromosomen" bei Nematoden. Arch. Zellf., Bd. 4, 1909.
—, Über d. Verhalten d. Geschlechtschromos. b. Hermaphroditismus. Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 41, 1911.
Castle 1903, 1909, s. Kap. 25, S. 260.
Correns 1907, s. Kap. 25, S. 260.
Correns, C., u. Goldschmidt, R., Die Vererbung u. Bestimmung d. Geschlechts. Berlin 1913.
Goldschmidt 1920a, s. Kap. 25, S. 260.
Gutherz, S., Zur Kenntnis d. Heterochromosomen. Arch. mikr. Anat., Bd. 69, 1906.
—, Das Heterochromos.-Probl. b. d. Vertebraten. Ebenda, Festschr. f. O. Hertwig 1920.
Haecker 1907, s. Kap. 4, S. 39.
Henking, H., Unters. über d. ersten Entwickelungsvorg. in den Eiern d. Insekten III. Z. w. Z., Bd. 54; 1892.
Hertwig, R., Das Probl. d. sex. Differenzierung. Verh. D. Zool. Ges. 1905.
— 1912, s. Kap. 25, S. 261.
Hertwig, Paula, Haploide und diploide Parthenogenese. Biol. Centralbl., Bd. 40, 1920.
McClung, C. E., The Accessory Chromosome — sex determinant? Biol. Bull., Vol. 3, 1902.
Meves, F., Die Spermatocytenteil. b. d. Honigbiene usw. Arch. mikr. Anat., Bd. 70, 1907.
Montgomery, Th. H., Are particular chromos. sex determinants? Biol. Bull., Vol. 19, 1910.
Morgan, T. H., A Biol. and Cytol. Study of Sex Determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. Exp. Zool., Vol. 7, 1909 (vgl. Sci., N. S., Vol. 29, 1909).
—, An attempt to analyse the constitut. of the chr. etc. Journ. Exp. Zool., Vol. 11, 1911 (vgl. Amer. Natur., Febr. 1911).
—, The elimination of the sex-chr. etc. of Phylloxerans. Journ. Exp. Zool., Vol. 12, 1912.
Morrill, C. V., The chromos. in the oogenesis etc. of Coreid Hemiptera. Biol. Bull., Vol. 19, 1910.
Riddle, O., The control of the sex ratio. Journ. Wash. Ac. Sci., Vol. 7, 1917; vgl. Sci., N. S., Vol. 46, 1917 (1917a).
Schleip, W., Die Richtungskörperbild. im Ei von Formica sang. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 26, 1908.
—, Das Verh. d. Chromos. b. Angiostomum usw. Arch. Zellf., Bd. 7, 1911.
— 1912, s. Kap. 25, S. 261.
Seiler, J., Das Verh. d. Geschlechtschromos. b. d. Lepidopt. Arch. Zellf., Bd. 13, 1914.
—, Geschlechtschromosomenunters. an Psychiden I. Ebenda, Bd. 15, 1920 (vgl. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 18, 1917).
Stevens, N. M., Stud. in spermatog. with especial reference to the „accessory" chromos. Carneg. Inst. Publ. 1905.
Wilson, E. B., Stud. on chromosomes I—VI. Journ. Exp. Zool., Vol. 2—9, 1905/10. VII. Journ. Morph., Vol. 22, 1911.
—, Rec. researches on the determ. and hered. of sex. Sci., N. S., Vol. 29, 1909.
—, The sex chromosomes. Arch. mikr. Anat., Bd. 77, 1911.
—, Heredity and microsc. research. Sci., N. S., Vol. 37, 1913.
Ziegler 1905, s. Kap. 34, S. 356.

Literatur zu Morgans Lokalisationstheorie.

Baur, E., Über eine eigentüml. mit abs. Koppelung zusammenhäng. Dominanzstörung. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 36, 1918.

Bridges, C. B., Non-disjunction of the sex chromosomes of Drosophila. Journ. Exp. Zool., Vol. 15, 1913.

—, Non-disjunction as proof of the chromosome theory of her. Journ. Genet., Vol. 6, 1916.

Goldschmidt, R., Crossing over ohne Chiasmatypie? Genetics, Vol. 2, 1917.

Jennings, H. S., Disproof of a certain type of theories etc. Amer. Natur., Vol. 52, 1918.

Metz, Ch. W., Chromosomes Studies on the Diptera II. Journ. Exp. Zool., Vol. 21, 1916; III. Amer. Natur., Vol. 50, 1916.

Morgan, T. H., Sex limited inher. in Drosophila. Sci, N. S., Vol. 32, 1910.

—, The origin of 5 mut. in eye color in Dr. Ebenda, Vol. 33, 1911.

—, Further exp. with mut. in eye color in Dr. Journ. Ac. Nat. Sci. Philad. (II), Vol. 15, 1912.

—, The constit. of the hereditary material. Proc. Amer. Phil. Soc., Vol. 54, 1915.

—, Sturtevant, Muller and Bridges, The mechanism of Mendelian her. N.-Y. 1915.

—, aus Bridges, Sex-linked inher. in Dr. Carneg. Inst. Wash. Publ., No. 237, 1916.

Muller, H. J., The mechanism of crossing-over. Amer. Natur., Vol. 50, 1916.

Nachtsheim, H., Die Analyse der Erbfakt. bei Dr. u. deren zytol. Grundl. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 20, 1919.

—, Crossing-over-Theorie oder Reduplikationshypothese? Ebenda, Bd. 22, 1920.

Sturtevant, A. H., The linear arrang of 6 sex-linked faktors etc. Journ. Exp. Zool., Vol. 14, 1913.

—, The behavior of the chromos. as studied through linkage. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 13, 1915.

Trow, A. H., A criticism of the hypothesis of linkage and crossing-over. Journ. Genet., Vol. 5, 1916.

Ubisch, G. von, Kritische Betrachtungen usw. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 19, 1918.

Sechsunddreißigstes Kapitel.

Versuch einer Kernplasmahypothese zur Erklärung der Mendelprozesse.

Die in den letzten Kapiteln besprochenen morphobiologischen Vererbungstheorien haben die Richtigkeit einer größeren Anzahl von speziellen Annahmen zur Voraussetzung (S. 372 ff.), von denen vor allem zwei eine grundlegende Bedeutung haben, nämlich die schon von Mendel selbst aufgestellte Hypothese, daß die im Bastard vereinigten Anlagen in regelmäßiger Weise in seinen Geschlechtszellen aufgeteilt werden (Hypothese von der Reinheit der Gameten, S. 212), und die auf Weismanns Gedanken über die Bedeutung der Reduktionsteilung (S. 185) zurückzuführende Vorstellung, daß die Aufteilung (Spaltung) der im Bastard vereinigten Anlagen in der Reduktionsteilung erfolge.

a) Begründung der Hypothese von der Reinheit der Gameten.

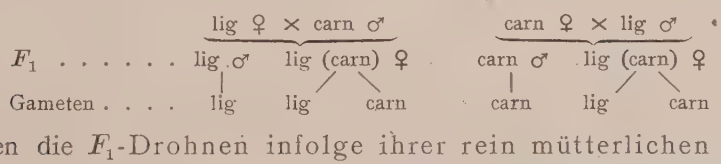
Man hat versucht, klare experimentelle Beweise für die Richtigkeit dieser beiden Voraussetzungen zu erbringen. Die erstgenannte Hypothese erhält allerdings dadurch schon eine immer größere Sicherheit, daß es bei zahlreichen Kreuzungsexperimenten möglich ist, vom Boden der Hypothese aus bestimmte Voraussagen bezüglich der Möglichkeit und Häufigkeit der einzelnen Anlagenkombinationen zu machen. Ein entscheidender Beweis — ein „experimentum crucis" — für die Richtigkeit der Hypothese könnte aber geliefert werden, wenn bei Formen mit teilweise parthenogenetisch oder überhaupt monozytogon (S. 50) erzeugter Nachkommenschaft festzustellen wäre, daß die Haplonten, d. h. die monozytogon erzeugten, mit haploider Chromosomenzahl ausgestatteten **Nachkommen** eines Bastards die im Bastard verbundenen Merkmale in der nämlichen Weise aufgespalten zeigen, wie dies nach unserer Hypothese für die Anlagen dieser Merkmale in den haploiden **Gameten** des Bastards der Fall sein müßte. Die monozytogon erzeugten, haploiden Nachkommen würden dann also die Verteilung der Anlagen in den Gameten sichtbar mani-

festieren, also in vererbungstheoretischer Hinsicht den F_1-Gameten entsprechen [1]).

Drei Objekte sind bis jetzt herangezogen worden [2]). Bei der einzelligen Grünalge Chlamydomonas folgen unmittelbar auf die Zygotenbildung zwei Teilungsschritte, die als metagame, mit Reduktion verbundene Reifungsprozesse angesehen werden (S. 101, 103). Bei der Kreuzung zweier Arten, die sich in der Gestalt der Zelle und in der Beschaffenheit von Chromatophor, Geißeln und Zygotenhüllen unterscheiden, sollen nun nach Pascher die vier entstehenden haploiden Zoosporen die Aufspaltung der elterlichen Eigenschaften unmittelbar erkennen lassen.

Der zweite von Burgeff sehr genau bearbeitete Fall betrifft die Mucorinee Phycomyces. Durch Aufeinanderstoßen zweier vielkerniger Mycelfäden mit haploiden Kernen entsteht eine vielkernige Zygote, aus der durch Keimung ein gestieltes Sporangium hervorgeht. In diesem findet Kopulation je zweier Kerne mit darauffolgender Reduktionsteilung statt. Aus den hierauf gebildeten Sporen gehen haploidkernige Mycelien hervor, die, wenn die Zygote durch Verbindung zweier verschiedener Varietäten entstand, in klarer Weise eine Spaltung der Merkmale (Sexualität, Bau des Sporangienhalses) erkennen lassen.

Endlich liegen Ergebnisse von Bienenkreuzungen vor (Newell). Eine Königin der gelbgeringelten italienischen Biene, Apis ligustica, wurde auf einer entlegenen „Belegstation“ in der Prärie mit einer Drohne der dunkelfarbigen Krainer Biene, A. carnica, gepaart und umgekehrt eine Krainer Königin mit einer Italiener-Drohne. Entsprechend dem Schema:



zeigten die F_1-Drohnen infolge ihrer rein mütterlichen Herkunft im ersten Falle den reinen ligustica-, im letzteren den reinen carnica-Charakter, während in beiden Fällen die Königinnen und Arbeiterinnen die dominierende ligustica-Farbe aufwiesen [3]). In F_2 entstanden in beiden reziproken Kreuzungen bei Rückkreuzung der heterozygoten Königinnen (sowohl mit Italiener als auch mit Krainer

---

[1]) Hartmann 1912, Armbruster, Nachtsheim u. Roemer 1917, Hartmann 1918 (wo auch die beiden botanischen Fälle genauer beschrieben sind).

[2]) Versuche, die Hartmann mit dem Seidenspinner unternahm, mißlangen, weil sich die älteren Angaben, daß beim Seidenspinner eine parthenogenetische Vermehrung vorkommt, als unzutreffend erwiesen.

[3]) Die Dominanz war nur bei der ersten Kreuzung rein ausgeprägt, im zweiten Falle weniger vollständig. Auch bei der Kreuzung von Italienern mit deutschen Bienen (A. mellifica) scheint die Dominanz der ligustica-Farbe mehr oder weniger unvollständig zu sein. Vgl. A., N. u. R., S. 298.

Drohnen) zweierlei Drohnen, auf welche die Merkmale der beiden Stammformen in gleicher Zahl verteilt waren, ein Ergebnis, welches schon Dzierzon (1854) bei seinen Bastardierungen erhalten hatte[1]). Ferner waren in F_2 nach dem Schema zweierlei ♀♀ in gleicher Zahl zu erwarten, nämlich (speziell bei der ersten Kreuzung) homozygote und heterozygote Italiener, wenn die Drohnen Italiener waren, dagegen zur Hälfte heterozygote Italiener, zur Hälfte Krainer, wenn die Drohnen Krainer waren.

In allen drei Fällen lassen die monozytogon erzeugten Nachkommen in der Tat die nämliche Verteilung der Merkmale erkennen, welche die Anlagen der Merkmale zufolge der Annahme einer reinen Spaltung in den haploiden Zellen aufweisen müßten. Die Ergebnisse sprechen also in hohem Maße für die Richtigkeit der Hypothese von der Reinheit der Gameten, wenn auch natürlich die Möglichkeit nicht auszuschließen ist, daß die Gameten virtuell auch die anderen Anlagen mit sich führen.

b) Findet die Anlagenspaltung in der Reduktionsteilung statt?

Die hier aufgezählten Ergebnisse sind nun auch als endgültige Beweise dafür angesehen worden, daß die Aufspaltung der Anlagen nur in der Reifungsphase und speziell in der Reduktionsteilung stattfinden kann (Hartmann). Indessen würde für die beiden botanischen Fälle dieser Beweis nur dann geliefert sein, wenn vollkommen einwandfrei feststehen würde, daß die der Zygotenbildung unmittelbar folgenden metagamen Teilungsakte tatsächlich auch mit einer Chromosomenreduktion verbunden sind. Nun wird aber niemand bestreiten, daß die für niedere Pflanzen gemachten Angaben über Chromosomenzahl und Chromosomenreduktion wohl nur in den allerwenigsten Fällen den strengen Anforderungen genügen, die bei höheren Organismen neuerdings mit vollem Recht an derartige Untersuchungen gestellt werden. Speziell die Beobachtungen bei Chlamydomonas sind sicher nicht genügend, und bezüglich Phycomyces drückt sich Burgeff selbst sehr vorsichtig aus. Daraus aber, daß bei anderen Formen die metagamen Teilungen als Reduktionsprozesse angesprochen worden sind, einen Rückschluß auf die Verhältnisse bei Chlamydomonas und Phycomyces zu ziehen, ist nicht angängig, da z. B. bei Infusorien metagame Teilungen vorkommen, die in ihrem äußeren Verlauf, besonders auch in der Bildung rudimentärer Kerne, durchaus an Reifungsteilungen erinnern (S. 103, Fig. 69), aber allgemein nicht als solche angesehen werden[2]).

Was dann die Honigbiene anbelangt, so kann allein aus der haploiden Beschaffenheit und dem erbgeschichtlichen Verhalten der

[1]) Vgl. A., N. u. R., S. 291.
[2]) Vgl. Hartmann 1914 (s. Kap. 10, S. 106), S. 31.

Haplonten natürlich nicht mit Sicherheit gefolgert werden, daß die Anlagenspaltung gerade bei der Reduktionsteilung und nicht etwa schon bei einer früheren Teilung vor sich geht. Überhaupt muß immer wieder darauf hingewiesen werden, daß das Reduktionsproblem selbst trotz der weitverbreiteten Zuversicht, welche bezüglich dieses Punktes besteht, immer noch nicht endgültig gelöst ist. Denn auch heute noch ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß mehrere Modi nebeneinander vorkommen und daß in manchen Gruppen die zeitliche Zusammenziehung und die sonstigen Veränderungen der beiden Reifungsteilungen überhaupt noch nicht bis zur Einrichtung der Reduktionsteilung gediehen sein mögen, so daß also dann eine numerische Reduktion im engeren Sinne des Begriffes nicht stattfinden würde (S. 360). Vor allem aber ist zu betonen, daß bezüglich unserer speziellen Frage, ob die Anlagenspaltung in den Reifungsteilungen erfolgt, bisher nur an wenigen Stellen sicherer Boden erreicht sein dürfte. So hat Strasburger gezeigt, daß bei dem Lebermoose Sphaerocarpos die vier Sporen einer Tetrade in der Regel je zwei männliche und zwei weibliche Thalli liefern, was auf eine bei der Tetradenteilung erfolgende Trennung des Geschlechtes hinweist[1]). Ferner läßt sich für die Heterochromosomen und speziell für die Idiochromosomen ein Reduktionsprozeß nachweisen, und da andererseits diese Gebilde in irgend einer Beziehung zur Vererbung des Geschlechtes stehen, so darf auch die Spaltung der Geschlechtsfaktoren in die Reifungsperiode verlegt werden. Ähnliches gilt dann auch speziell für Drosophila für die mit dem Geschlecht normalerweise verkoppelten Faktoren — das ist der hypothesenlose Kern der Morganschen Ergebnisse! —, während eine Verallgemeinerung des Satzes, daß die Anlagenspaltung mit der Reduktion zusammenfällt, über den Kreis der Geschlechtscharaktere und über den der oligochromosomalen Formen (S. 373) hinaus zunächst nur Schritt für Schritt vorgenommen werden darf. Einen experimentellen Weg, hier weiterzukommen, hat Correns (1902, 1916) angegeben, indem er auf die Möglichkeit hinwies, durch Bastardbestäubung die Erbqualitäten der vier Körner einer Pollentetrade festzustellen. Aber bisher konnte dieser Weg noch nicht bis zum Ende verfolgt werden[2]).

c) Spaltungen bei somatischen Teilungen.

Während also die Frage, ob bei der geschlechtlichen Vermehrung die Anlagenspaltung allgemein in der Reifungsperiode stattfindet, noch offen gelassen werden muß, häufen sich die Tatsachen, aus welchen

[1]) Strasburger, Zeitp. d. Bestimmung d. Geschlechts. Jena 1909, S. 4; Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 48, 1910, S. 432. Vgl. Allen 1919 (s. oben S. 382).

[2]) Vgl. Rosenbergs Beobachtungen bei Drosera (Kjellman-Festschr., Uppsala 1909 und K. Sv. Ak. Handl., Bd. 43, 1909).

in überzeugender Weise hervorgeht, daß auch bei nichtsexuellen, somatischen Zellteilungen Anlagenspaltungen ganz ähnlicher Art wie bei der sexuellen Kreuzung auftreten können, so daß man von somatischen oder vegetativen Spaltungen oder auch von erbungleichen Teilungen, wiewohl in etwas anderem Sinne, als in dem von Weismann gemeinten (S. 187), sprechen kann. Es kommen hier in erster Linie die Knospenvariationen[1]) in Betracht, d. h. Abänderungen zum Teil erblicher Art, die bei höheren Pflanzen bei einzelnen Früchten, Blüten oder Blättern zutage treten, und deren große vererbungsgeschichtliche Bedeutung schon von Nägeli und Weismann hervorgehoben worden ist. Bereits Weismann hat das Auftreten der Knospenvariationen auf anomale ungleiche Zellteilungen zurückgeführt[2]), und den gleichen Gedanken haben Bateson und eine Reihe von Botanikern[3]) ausgesprochen. Bateson weist besonders auf die haarlosen (glatten) Pfirsichfrüchte, die sogenannten „Nektarinen", hin, die gelegentlich auf dem Wege einer Knospenvariation auf Pfirsichbäumen mit behaarten Früchten entstehen. Hier handelt es sich um ein Merkmalspaar (haarig-glatt), welches bei sexuellen Kreuzungen dem alternativen Modus folgt, und wenn bei der Knospenvariation der rezessive Charakter zum Vorschein kommt, so kann dies offenbar nur dadurch zustande kommen, daß bei einer somatischen Teilung eine Spaltung stattgefunden hat. Ähnliches scheint der Fall zu sein, wenn z. B. Kamelien mit rosa und weißen Blüten Zweige mit einfarbigen Blüten tragen und diese bei der Weiterkultivierung die eine Farbe beibehalten (Tischler), oder wenn an Kartoffelpflanzen einer rotknolligen Sorte weiße Knollen entstehen, aus denen wieder weißknollige Pflanzen hervorgehen (East).

Auch die Panaschierung oder Weißbuntheit bei Pelargonien und anderen Pflanzen läßt sich auf ein mehrfaches Abspalten weißer (mit farblosen Chromatophoren ausgestatteter) Zellen in den jungen Keimpflanzen zurückführen (Baur, Küster), und ebenso sind, wie bereits früher (S. 219, Anm. 2) mitgeteilt wurde, die Mosaikbildungen bei Maiskörnern in ähnlicher Weise gedeutet worden (East und Hayes).

Auf zoologischem Gebiete sind keine ganz entsprechenden Verhältnisse bekannt. Doch könnte man, wie übrigens auch bei zwittrigen Pflanzen (Gates), die Entstehung männlicher und weiblicher Fortpflanzungszellen bei hermaphroditischen Tieren durch Spaltungspro-

---

[1]) Vgl. die Zusammenstellung bei Darwin, Var., Bd. 1, Kap. 11.

[2]) Weismann, Keimpl., 1902, S. 581.

[3]) Bateson, Mend. Princ., 1909, S. 273; Bateson u. Punnett 1905, S. 128; Bateson u. Pellew, Journ. Genet., Vol. 5, 1915; Baur 1908/09 u. Küster 1909 (s. S. 289, Anm. 4); Tischler 1908 (s. Kap. 21, S. 206), S. 123; Gates, The material basis of Mend. phen. Amer. Natur., 1910; East 1909/10, s. oben S. 285, Anm. 1; East u. Hayes 1911, s. Kap. 22/23. S. 233 (vgl. dagegen Emerson 1915, s. oben S. 219, Anm. 2).

zesse erklären, die in früheren Stadien der Gonadenentwickelung sich abspielen. Ferner wird man daran denken können, die rhythmischen Differenzierungsprozesse der Wirbeltierepidermis, auf denen offenbar die Entstehung gewisser regelmäßiger Zeichnungsmuster (Längsstreifung, Fleckung, Querbänderung) beruht (S. 297 ff), mit den hier besprochenen Vorgängen näher zu vergleichen. Man hat sich allerdings nicht vorzustellen, daß etwa bei irgendwelchen Zellteilungen eine Spaltung von „Pigmentbildungs-" und „Pigmentlosigkeitsfaktoren" stattfindet, vielmehr dürfte z. B. das Zustandekommen der Querbänderung (S. 300) auf einer in frühen Entwickelungsstadien stattfindenden Differenzierung von Zellen mit intensiver und solchen mit geringer Teilungsenergie beruhen, wodurch sekundär die zonenweise Entwickelung des Pigmentes bedingt ist. Entsprechendes ist für die Seitenlinien der niederen Wirbeltiere und die Leithaarreihen der Säuger und die mit diesen Systemen eng verknüpfte primäre Längsstreifung anzunehmen. Bateson ist in dieser Hinsicht noch weiter gegangen, indem er ganz allgemein die Entstehung metamer wiederholter Merkmale auf regelmäßig vor sich gehende, somatische Spaltungen zurückführt.

Allem nach liegt also, wie auch Bateson und mehrere der genannten Botaniker ausdrücklich hervorheben, kein zwingender Grund vor, die Anlagenspaltungen als Vorgänge anzusehen, welche notwendig mit einer bei der Keimzellenreifung vor sich gehenden Reduktionsteilung verknüpft sind. Bateson und Punnett haben denn auch, wie wir gesehen haben (S. 268), in ihrer Reduplikationshypothese die Annahme gemacht, daß schon in früheren Phasen der Gametogenesis Spaltungen vorkommen können. Den Ausgangspunkt für diesen Gedanken haben die unregelmäßigen Zahlenverhältnisse gebildet, welche bei Hühner- und Lathyruskreuzungen gewonnen wurden.

d) Die inäqualen Zellteilungen der Keimbahn.

Es erhebt sich nun die Frage, ob sich diese Vorstellungen durch zytologische Tatsachen begründen lassen. Man kann in der Tat daran denken, die inäqualen (asymmetrischen) Zellteilungsvorgänge heranzuziehen, welche beinahe auf allen Etappen der Keimbahn nachgewiesen werden können [1]) und deren Ursachen in einer ungleichen Anhäufung von Plasmaprodukten (Dottermaterial usw.), in der mechanischen Beeinflussung durch die Nachbarzellen, vor allem aber in einer vorher bestehenden Polarität der Zelle selbst gelegen sein können. Eine solche Polarität mag dann eine Wirkung des vorangegangenen Zellteilungsaktes sein oder auch innerlich durch

[1]) Vgl. Haecker 1910. Der Aufsatz war ohne Kenntnis des Batesonschen Werkes: Mendels Princ. of Her. 1909, in welchem eine ganze Reihe ähnlicher Gedanken enthalten ist, niedergeschrieben worden.

eine polare Konstitution des Protoplasmas und seiner Teilchen bedingt sein[1]).

Nun kann man bei der Entwickelung vieler Metazoen zwei Hauptabschnitte der Keimbahn unterscheiden, eine erste somatogerminative (differentielle) Strecke, welche vom befruchteten Ei bis zur Bildung der Urgeschlechtsmutterzelle führt (S. 64) und in welcher die Reinigung der Keimbahnzellen von ekto-, ento- und mesodermalen Elementen vor sich geht, und einen zweiten rein-germinativen Abschnitt, der sich von der Entstehung der Urgeschlechtszellen bis zur Bildung der reifen Gameten erstreckt und in welchem die Teilungsakte nur noch zur Bildung von wirklichen Fortpflanzungszellen oder höchstens noch von Hilfszellen der letzteren (Nährzellen) oder Elementen von rudimentärem Charakter (Richtungskörper) führen. Bei manchen Objekten, so bei Ascaris und bei den Kopepoden, wird durch das Auftreten der Urgeschlechtsmutterzelle und ihre Teilung zwischen beiden Strecken ein scharfer Einschnitt gebildet.

Fig. 147.

Dreizelliges Stadium der Gonade von Diaptomus denticornis.

Daß nun die somato-germinative Keimbahnstrecke in einzelnen Fällen eine fortlaufende Kette von inäqualen Zellteilungsprozessen darstellt, ist bereits auseinandergesetzt worden. Bei Ascaris (S. 52, Fig. 26) geht die Inäqualität besonders aus ihrem verschiedenen kernteilungsgeschichtlichen Verhalten und dem verschiedenen Schicksal ihrer Nachkommenzellen hervor, bei den Kopepoden (S. 54, Fig. 27) ist sie schon während der Teilung an dem asymmetrischen Auftreten der „Außenkörnchen" zu erkennen.

Aber auch in der zweiten, rein-germinativen Keimbahnstrecke sind inäquale Teilungen häufig nachzuweisen. Bei den Kopepoden hat offenbar schon die Teilung der Urgeschlechtsmutterzelle einen inäqualen Charakter. Dies geht daraus hervor, daß ihre beiden Abkömmlinge, die Urgeschlechtszellen, zu Beginn der Gonadenentwickelung nicht gleichzeitig, sondern regelmäßig hintereinander in die Teilung eintreten, so daß ein typisches Dreizellenstadium (Fig. 147) zustande kommt. Ähnliches hat Buchner bei Sagitta beobachtet, und man hat das Recht, aus der regelmäßigen Ungleichzeitigkeit auf eine innere Ungleichwertigkeit zu schließen.

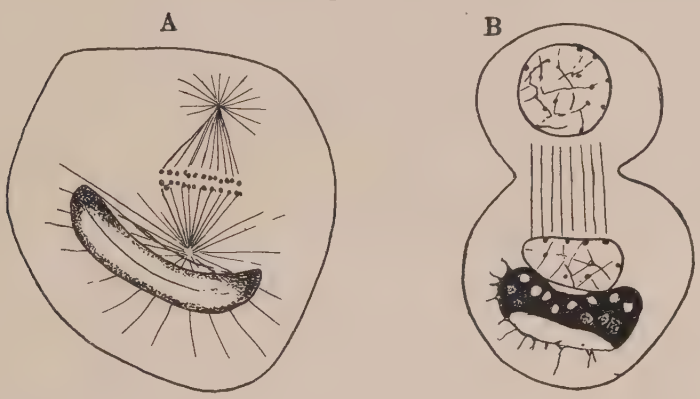
Auch bei niederen Organismen zeigen nicht selten Schwesterzellen, die anscheinend unter ganz gleichen äußeren Bedingungen stehen, eine Heterochronie der Teilung. Derartiges ist bei Radiolarien (Tiefs.-Radiol., S. 24), Ent-

[1]) Vgl. auch Conklin, Karyokinesis and Cytokin., Journ. Ac. Nat. Sci. Philad. (2), Vol. 12, 1902, S. 110 ff. und Cell size and nuclear size, Journ. Exp. Zool., Vol. 12, 1912.

amöben (Prowazek, Arch. Prot., Bd. 26, 1912, Taf. 18, Fig. 15), Diatomeen (nach Otto Müller, s. Leopoldina, Bd. 55, Jan. 1919) und Bakterien (Dobell, Qu. Journ. Micr. Sci., Vol. 56, 1911, S. 425) beobachtet worden.

Ferner treten asymmetrische Teilungen bei der Eibildung verschiedener Insekten schon in der Vermehrungsperiode (S. 57) auf. So entstehen z. B. in den Eiröhren des Schwimmkäfers (Dytiscus)[1] aus jeder der primären Ovogonien je eine unreife Eizelle und 15 Nährzellen, wobei inäquale Teilungsprozesse eine merkwürdige Rolle spielen. Wenn sich nämlich eine primäre Ovogonie teilt, so gehen in den Prophasen nur aus einem Teil der Kernsubstanz Chromosomen hervor, der Rest wird als eine färbbare Masse abgespalten und legt sich

Fig. 148.



Differenzierung der Keim- und Nährzellen in den Eiröhren von Dytiscus. Nach Giardina.

Erster Teilungsschritt: eine vom ruhenden Kern abgetrennte Chromatinmasse, die während der Teilung (A) die Form eines Ringes hat, wird der einen Tochterzelle (Keimzelle) zugewiesen.

während der Metaphase in Gestalt eines Ringes um die Teilungsfigur (Fig. 148, A). Diese nach ihrem Entdecker als Giardinascher Ring bezeichnete Substanz wird aber nach der Teilung dem Kern nur einer, und zwar derjenigen Tochterzelle wieder einverleibt, welche in der Keimbahn selbst, d. h. in der unmittelbaren Aszendenz der Ovozyte erster Ordnung gelegen ist (Fig. 148, B), während der Kern der anderen Tochterzelle, welche später auf Grund weiterer Teilungen acht Nährzellen liefert, sich nur aus Chromosomen aufbaut. Ein solcher inäqualer Teilungsprozeß wiederholt sich noch dreimal: jeweils bei der Teilung derjenigen Zelle, welche in der direkten Vorfahrenreihe der Ovozyte liegt, wird in den Prophasen der Giardinasche Ring ausgeschaltet und in den Telophasen beim Aufbau des Kernes nur einer Tochterzelle, nämlich der folgenden Keimbahnzelle verwandt. Über die eigentliche Bedeutung des Vorganges, der in der Regel mit

[1] Giardina, Intern. Monatsschr. An. u. Phys., Bd. 18, 1901; weitere Literatur (Débaisieux, Günthert u. a.) bei Hegner 1914 (s. Kap. 6, S. 61), S. 414ff., 423.

der Chromatin-Diminution bei Ascaris und Miastor verglichen wird, ist nichts Sicheres bekannt.

Bekanntlich werden auch bei den übrigen Insekten, bei Krustazeen, Anneliden u. a. durch Teilung der Ovogonien ungleichwertige Produkte, nämlich Eizellen und Nährzellen, gebildet. Wenn nun auch in keinem dieser Fälle schon während der Teilung Asymmetrien kerngeschichtlicher Art, ähnlich den bei Dytiscus beobachteten, zu erkennen sind, so ist doch wohl kaum zu bezweifeln, daß wenigstens bei einigen Objekten nicht erst durch eine Art von Konkurrenzkampf, durch zufällige Lagerungs- und Ernährungsverhältnisse entschieden wird, welche Teilprodukte Ei- und welche von ihnen Nährzellen werden, daß vielmehr das Schicksal der einzelnen Zellen schon bei ihrer Entstehung auf Grund einer asymmetrischen Verteilung der inneren Qualitäten prädestiniert wird. Dies dürfte insbesondere für die Cladoceren gelten, bei welchen in den aus vier hintereinander gelegenen Zellen bestehenden Keimzellengruppen jeweils die dritte, vom „Keimlager" aus gerechnete Zelle zur Eizelle, die anderen zu Nährzellen werden [1]).

Nur in wenigen Fällen ist es bis jetzt gelungen, die in der rein-germinativen Keimbahnstrecke auftretenden inäqualen Teilungen bzw. die auf solche zurückzuführende Differenzierung der Zellen unmittelbar mit der Spaltung bestimmter Merkmalspaare in Verbindung zu bringen und damit zu zeigen, daß die inäqualen Teilungen der rein-germinativen Keimbahnstrecke in derselben Weise ein Mittel für die Spaltung des Anlagenmaterials darstellen können, wie die Teilungen der somato-germinativen Strecke ein Mittel für die histologische Differenzierung sind. Aus der prämeiotischen, d. h. den Reifungsteilungen vorangehenden Phase der rein-germinativen Strecke ist in erster Linie zu nennen die am Schluß der Wachstumsperiode in Erscheinung tretende Differenzierung von Männchen- und Weibcheneiern bei Dinophilus und einigen Rädertieren (S. 257). Welche der ovogonialen Teilungen den Ausgangspunkt für diese Differenzierung bildet, ist nicht bekannt. Jedenfalls dürfte aber feststehen, daß nicht verschiedene Ernährungsbedingungen, sondern innere, auf differentielle Teilungsprozesse zurückzuführende Unterschiede in Betracht kommen [2]). Auch die Differenzierung der eupyrenen und apyrenen Spermien (S. 67) bei Schmetterlingen würde hierher gehören, da sie schon während der spermatogonialen Teilungen erfolgen muß. Allerdings wissen wir nicht, ob die apyrenen Formen in irgendwelcher Weise als Träger von Erbqualitäten zu betrachten sind [3]).

Bezüglich der meiotischen Phase selbst sei an den asymmetrischen Vorgang der Richtungskörperbildung und an die Inäqualitäten

[1]) Vgl. Weismann 1877; Z. w. Z., Bd. 28, S. 102.

[2]) Vgl. Nachtsheim 1919 (s. Kap. 25, S. 261), S. 58.

[3]) Vgl. hierzu R. Hertwig 1912 (s. Kap. 25, S. 261), S. 13, und Federley 1913 (s. Kap. 21, S. 205), S. 29.

erinnert, welche bei der Samenreife der Blattläuse (S. 383, Fig. 139), Bienen (S. 384, Fig. 140) und Wespen (Fig. 141) auftreten und ebenfalls mit der Spaltung der Geschlechtsfaktoren zusammenhängen. Bei den hier genannten Erscheinungen ist anzunehmen, daß jedenfalls bezüglich der äußerlich erkennbaren Unterschiede, nämlich der verschiedenen Größe der Tochterzellen, weniger eine „erbungleiche" Teilung der Kernsubstanz, als eine im Zellplasma selber gelegene Asymmetrie als primäre Ursache in Frage kommt.

Endlich mag noch eine Angabe erwähnt werden, die sich auf die postmeiotische Phase bezieht. Correns ist bei seinen Maisbastarden im Hinblick auf die Erblichkeitsverhältnisse einerseits des Keimes selbst, andererseits des Endosperms zu der Ansicht gelangt, daß die „Spaltung" der Rassencharaktere im weiblichen Geschlecht bei der ersten Teilung der Embryosackmutterzelle vor sich gehen müsse, während im männlichen Geschlecht die Spaltung möglicherweise nicht bei dem korrespondierenden Teilungsakt, d. h. bei der ersten Teilung der Pollenmutterzelle, sondern erst bei einer späteren Teilung, welche den vegetativen und generativen Kern liefert, zustande kommt[1]).

e) Anlagenspaltung ohne Reduktionsteilung, durch Disgregation der Determinate.

Wie könnte nun, z. B. bei Formen, welche in der Reifungsperiode keine Reduktionsteilung aufweisen, oder auch im Falle der Knospenvariationen eine Anlagenspaltung auch ohne eine Reduktionsteilung der Chromosomen verständlich gemacht werden?

Einige Befunde zeigen, daß in der nämlichen Zelle nebeneinander mehrere „korrespondierende" Anlagen, d. h. Anlagen, welche sonst bei verschiedenen Rassen oder Arten oder auch in den verschiedenen Zellen eines Individuums für einander vikarieren, zur Entfaltung kommen können. Zwei Fälle scheinen mir hierfür besonders beweisend zu sein.

Hildebrand[2]) hat bei einem Oxalis-Bastard gefunden, daß ausnahmsweise an einer Zelle sowohl ein „Knötchenhaar" als auch ein „Drüsenhaar" hervorwachsen kann, während gewöhnlich nur das eine oder das andere zur Entfaltung kommt.

Um kein Mißverständnis hervorzurufen, sei betont, daß Knötchen- und Drüsenhaare nicht etwa alternierende Merkmale in dem Sinne sind, daß jene nur bei der einen, diese nur bei der anderen Stammform vorkommen. Vielmehr treten beide Typen bei beiden Stammformen und natürlich auch beim Bastard, aber, wie gesagt, fast ausnahmslos als Produkt verschiedener Zellen auf.

---

[1]) Correns, Modus und Zeitpunkt der Spaltung usw. Bot. Zeitschr., Jahrg. 60, Abt. II, 1902.

[2]) F. Hildebrand, Über einige Pflanzenbastardierungen. Jen. Zeitschr., Bd. 23, 1889, S. 172, Taf. 26, Fig. 19.

Das zweite Beispiel betrifft die schon früher (S. 238, S. 109) zum Teil besprochenen „Transversionen" der Radiolarien, d. h. das aberrative Auftreten der typischen Skelettcharaktere von mehreren (bis zu 4) verschiedenen Familien innerhalb derselben Zelle.

Aus diesen Befunden ist zu entnehmen, daß, zunächst bei somatischen und Protozoenzellen, in verschiedenen Teilen desselben Zellplasmas unter Umständen nebeneinander und unabhängig voneinander mehrere selbständige Potenzen zur Entwickelung kommen können, daß also, soweit die Entfaltung der Potenzen auf einer Wechselwirkung zwischen Kern und Zellplasma oder einem Prinzipat des ersteren beruht, in derselben Zelle hinter- oder nebeneinander Beeinflussungen verschiedener Art vorkommen können. Besteht nun, wie dies bei Bastarden oder bei Aberrationen, in denen etwa die eine Hälfte der Chromosomen mutativ abgeändert ist, der Fall ist, der Kern aus zwei Komponenten verschiedener Art, die wir uns der Einfachheit halber als zwei räumlich geschiedene Gonomeren vorstellen können (Fig. 149, a), so werden von diesen beiden Komponenten aus, auf enzymatischem oder energetischem Wege, selbständige Kernwirkungen ausgehen. Eine gewisse Zeitlang, nämlich solange die Differenzierungen an den Zellen äußerlich noch nicht zum Vorschein kommen, werden in demselben Zellplasma zweierlei durch die Kernwirkungen determinierte (im Sinne der beiden Kernplasmen gestimmte), aber noch unreife und unentfaltete Plasmateilchen oder, wie man vielleicht unter Erweiterung eines Weismannschen Begriffes [1]) sagen kann, Determinate vorhanden sein. Die betreffende Zelle, die wir uns vorläufig als eine beliebige somatische Zelle denken können, wird also während jenes Zeitraums nach zweierlei Richtungen hin determiniert, aber noch nicht differenziert sein. Dabei dürfte in Betracht kommen, daß nach der Pluripotenzhypothese das Kern- und Zellplasma jeder Spezies nur zwei stoffwechselphysiologische Varianten des Artplasmas darstellen und also in bezug auf die Gesamtheit der virtuellen Potenzen miteinander übereinstimmen (S. 129), daß daher für jede Kernkomponente, sobald sie auf das Zytoplasma einzuwirken beginnt, ihr zytoplasmatisches Korrelat in schlummerndem Zustande bereitliegt.

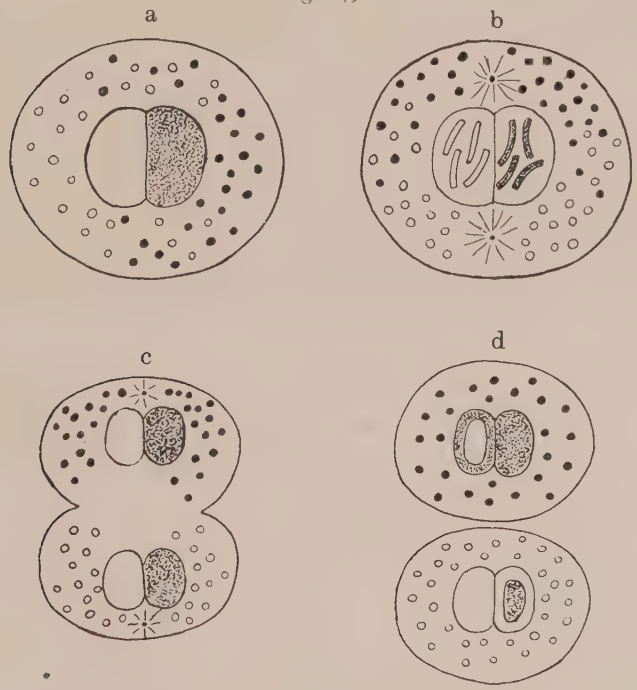
Speziell bei Bastarden kann man sich dann vorstellen, daß in irgendwelchen Zellgenerationen der rein-germinativen Keimbahnstrecke Kernwirkungen von zweierlei Art (z. B. „pigmentbildende" und „pigmenthemmende", weiblich und männlich bestimmende usw.) ihren Anfang nehmen und die einzelnen Plasmateilchen zu determinieren beginnen. Es werden also dann in derselben

[1]) Unter Determinaten versteht Weismann zunächst die Zellen oder Zellgruppen, welche von den einzelnen Determinanten des Keimplasmas in ihrer Entwickelung bestimmt sind.

Keimbahnzelle nebeneinander zweierlei Determinate bestehen können (Fig. 149, a).

Wenn dies aber der Fall ist, so besteht offenbar die Möglichkeit, daß bei der Vorbereitung zu einer der inäqualen Teilungen, wie sie in der germinativen Keimbahnstrecke auftreten, eine Disgregation, Entmischung oder polare Verteilung der beiderseitigen Determinate stattfindet, in ähnlicher Weise, wie die „Ektosomen" von Cyclops (S. 54, Fig. 27) und der „Giardinasche Ring" bei Dytiscus

Fig. 149.



Schema einer kernplasmatischen Spaltung.

a Abstoßung von antagonistisch wirkenden Stoffteilchen aus dem Kerne und Bildung von zweierlei Determinaten. b Disgregation der Stoffteilchen bzw. Determinate in den Prophasen der Teilung. c Inäquale Teilung. d Rückwirkung des Plasmas auf den Kern.

(S. 405, Fig. 148) einseitig der einen Tochterzelle zugewiesen werden. Diese Disgregation wird ihren Anfang nehmen, wenn die ersten Regungen des Zellteilungsprozesses sich im Zelleib bemerkbar machen (Teilung der Zentrosomen usw.), und sie wird sich namentlich dann in glatter Weise vollziehen können, wenn die Chromosomen sich in den Prophasen zu kondensieren und demnach in den vegetativ-inaktiven Zustand einzutreten beginnen, wenn also die Beeinflussung des Zellplasmas und die Bildung neuer Determinate sistiert wird (Fig. 149, b).

Während also bei der folgenden Mitose der Kern eine äquationelle Teilung der Chromosomen erfährt und die väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen gleichmäßig auf die Tochterzellen verteilt werden, erhält das Zellplasma der letzteren vorwiegend nur Determinate der einen Sorte (Fig. 149, c). Es könnte also, im Gegensatz zu den Anschauungen Weismanns, unter gewissen Umständen auch bei einer äquationellen Kernteilung eine Ausstattung der beiden Tochterzellen mit verschiedenartigen Determinaten zustande kommen.

Damit würde freilich noch nicht erklärt sein, weshalb die betreffenden Keimbahnzellen und ihre Abkömmlinge, die reifen Gameten, sich in der Folge ausschließlich als Träger oder Entfalter entweder nur der einen oder nur der anderen Anlage erweisen, wie dies beim Mendelschen Vererbungsmodus der Fall ist: denn wenn auch allerdings eine teilweise „Spaltung" der zytoplasmatischen Teile eingetreten ist, so enthält doch jede Tochterzelle immer noch beide Chromosomengruppen (Fig. 149, c). Insbesondere ist noch nicht erklärt, warum in den mit rezessiven Determinaten ausgestatteten Keimbahnzellen die die dominierenden Anlagen enthaltenen Kernsubstanzen nicht alsbald wieder das Übergewicht bekommen und die rezessive Bestimmung des Zellplasmas rückgängig machen.

Um also die Entstehung „reiner" Tochterzellen zu erklären, muß noch die weitere Hilfsannahme gemacht werden, daß bei derartigen inäqualen Teilungsprozessen das quantitativ ins Übergewicht gelangte Zellplasma zusammen mit der ihm adäquaten Kernhälfte auf die nicht-adäquaten Kernsubstanzen zurückwirkt (Fig. 149, d), indem es letztere entweder mehr oder weniger umprägt und sich assimiliert — ebenso wie umgekehrt das Zytoplasma durch einen rassenfremden Kern umgestimmt werden kann (S. 130) —, oder indem es die Wirkungen dieser Kernsubstanzen durch Agenzien irgendwelcher Art neutralisiert, in ähnlicher Weise, wie das Blutplasma eines höheren Tieres sich gegen fremde Plasmasorten wehrt und sie unschädlich macht. So wird also in Keimbahn-Tochterzellen, die mit rezessiven Determinaten ausgestattet sind, eine für das rezessive Merkmal günstige Kombination entstehen (Fig. 149, d, unten), während in sämtlichen Zellen, die auf Grund äqualer Teilungen beide Kernsubstanzen und beide Determinate erhalten (Fig. 149, a), und selbstverständlich auch in allen Keimbahn-Tochterzellen mit vorwiegend dominierenden Determinaten (Fig. 140, d, oben) das dominierende Merkmal durchdringt[1]). Man könnte auch kurz sagen: (Kern$^{dom.}$

[1]) Es ist zu erwarten, daß die Unterdrückung der dominierenden Kernteile durch rezessiv bestimmtes Zellplasma keine so ausgiebige sein wird, wie umgekehrt die Hemmung rezessiver Kernsubstanzen durch dominierendes Plasma. Dies würde einigermaßen mit dem Ergebnis im Einklang stehen, wonach rezessive Rassen (Defektrassen) sehr häufig als „kryptomer" erscheinen, d. h. das dominierende Merkmal in latentem Zustand mit sich führen (Tschermak). Vgl. meine Axolotl-Versuche (S. 266).

+ Zyt.$^{dom.}$) > (Kern$^{rez.}$ + Zyt.$^{rez.}$) (Fig. 149, a) und selbstverständlich > Kern$^{rez.}$ (d, oben), aber (Kern$^{rez.}$ + Zyt.$^{rez.}$) > Kern$^{dom.}$ (d, unten).

Was schließlich die Unabhängigkeit der Merkmale bei polyhybriden Kreuzungen und die dabei auftretenden charakteristischen Zahlenverhältnisse anbelangt, so dürfte ihre Ursache darin liegen, daß die beschriebenen Spaltungsvorgänge sich auf mehrere Zellgenerationen der germinativen Keimbahnstrecke verteilen, indem z. B. die Spaltung der männlichen und weiblichen Anlagen vorzugsweise auf der einen, diejenige der Färbungscharaktere auf einer anderen Teilungsstufe vor sich geht, eine Annahme, welche in der Divergenz der auf den Zeitpunkt der Anlagenspaltung bezüglichen Ergebnisse (s. S. 401, 406 f.) eine Stütze finden würde.

Die der vorstehenden Kernplasmahypothese zugrunde liegenden Annahmen sind im einzelnen auch schon von anderen Autoren gemacht worden. Auf eine ungleiche Verteilung zytoplasmatischer Teile, speziell auf eine Disgregation grüner und weißer bzw. „ergrünungsfähiger" und „nicht-ergrünungsfähiger" Chromatophoren hat Baur (s. S. 289, Anm. 4) die Entstehung panaschierter, insbesondere auch grün-weiß marmorierter Keimpflanzen von Pelargonium zurückgeführt. Auch Conklin (Pop. Sci. Monthly 1914, Cellular basis etc., S. 245) nimmt bei differentiellen Zellteilungen eine durch fließende Bewegung des Zytoplasmas bewirkte Lokalisation ungleicher Substanzen in bestimmten Teilen des Zellkörpers an. Ähnliche Gedankengänge finden sich bei Castle (Amer. Natur., Vol. 46, 1912, S. 361).

Eine Rückwirkung des Zellplasmas auf die Qualitäten der Kernsubstanzen hat Boveri bei den Keimbahnzellen von Ascaris erschlossen (s. oben S. 54). Vgl. auch M. F. Guyer, Nucleus and cytopl. in her. (Amer. Natur., Vol. 45, 1911).

Die Vorstellung, daß je nach der Beschaffenheit und den quantitativen Verhältnissen der Determinate ein Dominanzwechsel in den Tochterzellen stattfinden soll, berührt sich mit Goldschmidts Valenzhypothese (S. 255).

Endlich hat, wie schon erwähnt, die Grundanschauung, daß zwischen der gametischen Differenzierung, welche nach der gewöhnlichen Anschauung ausschließlich in der Reduktionsteilung stattfinden soll, zwischen den vegetativen Spaltungen bei Knospenvariation und zwischen der histologischen Differenzierung, wie sie während der Ontogenese erfolgt, engere Beziehungen bestehen, in Bateson einen warmen Vertreter gefunden (vgl. auch Bateson und Punnett 1905, S. 129). Vielleicht kann zwischen der histologischen und gametischen Differenzierung auch hinsichtlich des Zeitpunktes der Sonderung bzw. Spaltung der einzelnen Anlagen eine Parallele gezogen werden. Stellt doch bei der histologischen Differenzierung die Sonderung der Geschlechtscharaktere einen der letzten oder den allerletzten Akt dar, und ebenso erfolgt offenbar die geschlechtliche Prädestinierung in den letzten Phasen der Keimbahn.

Die Kernplasmahypothese der Vererbung versucht einen Teil der Schwierigkeiten zu beseitigen, welche einer vollständigen Durchführung der reinen Chromosomenhypothese der Vererbung seit ihrer ersten Begründung durch Weismann, Boveri, Montgomery u. a. im Wege gestanden haben. Sie trägt vor allem dem Umstande Rechnung, daß, wie wir sehen, bezüglich des Verlaufes der Chromosomenkonjugation und Reduktion bei sexuellen, parthenogenetischen und zwittrigen Formen noch große Unsicherheiten bestehen, daß in bezug auf die Funktion der Chromosomen vermutlich ein Unterschied zwischen poly- und oligochromosomalen Organismen, also eine verschieden weit fortgeschrittene Diffe-

renzierung in den einzelnen Tier- und Pflanzengruppen anzunehmen ist, daß ferner erst in einigen wenigen Fällen, namentlich hinsichtlich der Geschlechtsfaktoren, die Anlagenspaltung genau lokalisiert werden kann, daß aber andererseits die vegetativen Spaltungen zeigen, daß ganz ähnliche Vorkommnisse auch außerhalb der Reifungsperiode auftreten können. Die Hypothese kommt dabei der auch in diesem Buche (S. 34, 129) vertretenen Anschauung entgegen, daß bei der Bestimmung des Schicksals einer Zelle nicht die Qualität der Chromosomen allein, sondern auch das Wechselverhältnis zwischen Kernsubstanzen und Cytoplasma in Betracht kommt, eine Auffassung, die in R. Hertwigs Begriff der Kernplasmarelation einen besonderen Ausdruck gefunden hat. Gerade mit zunehmender Differenzierung und stärkerer Spezialisierung der einzelnen Teile der Keimzellen würde aber, wie dies von H. Spencer, O. Hertwig und neuerdings auf dem Gebiete der menschlichen Pathologie von F. Kraus für die Zellen und allgemein für die Teile des Organismus betont worden ist, stets auch eine zunehmende Integration verbunden sein, indem die differenzierten und gesonderten Teile zu einer höheren, untrennbaren und in sich harmonisch wirksamen Lebenseinheit verbunden werden, und schon aus diesem Grunde ist zu erwarten, daß auch auf dem Gebiete der Vererbungszytologie die Erklärungen und Vorstellungen, Vergleiche und Bilder, welche sich bei den ersten Schritten den Pionieren und Führern der Forschung aufgedrängt haben, als zu einfach und grobmechanisch herausstellen. Diese Erfahrung wird sich zweifellos immer wiederholen, solange es nicht gelingt, über die letzten Mauern und Wälle hinweg in das Allerinnerste des Vererbungsmechanismus einzudringen: in die eigentliche Konstitution und in die intimen Veränderungen des Protoplasmas selber.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 36.

Armbruster, L., Nachtsheim, G., und Römer, Th., Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. Exp. crucis theoriae mendelianae. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 17, 1917.

Bateson, W., Mendel's Princ. of Her. Cambr. 1909.

— u. Punnett, R. C., Exp. Stud. in the Phys. of Her. Rep. Evol. Comm. 1905, S. 99.

— — 1911, s. Kap. 26, S. 270.

Boveri 1910, s. Kap. 6, S. 61.

Burgeff, H., Unters. über Variab., Sex. u. Erbl. b. Phycomyces nitens. I, II. Flora, N. F., Bd. 7 u 8, 1914 u. 1915.

Correns, C., Modus u. Zeitp. d. Spaltung usw. Bot. Zeitschr., 60. Jahrg., II, 1902.

—, Über d. Unterschied v. tier. u. pflanzl. Zwittertum. Biol. Centralbl., Bd. 36, 1916.

Haecker 1910, s. Kap. 33, S. 365.

Hartmann, M., Vererbungsstud. I. Zool. Jahrb., Suppl. 15, 1912.

—, Theoret. Bed. u. Terminol. d. Vererbungsersch. bei haploiden Organismen. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 20, 1918.

Pascher, A., Über d. Kreuzung einzelliger, haploider Organismen. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 34, 1916.

Schlußabschnitt.

Siebenunddreißigstes Kapitel.

Praktische Bedeutung der neuen Forschungsergebnisse.

Die praktische Bedeutung der Hauptergebnisse von Mendel und seinen Nachfolgern, sowie von de Vries und Johannsen ist zunächst auf dem Gebiete der Pflanzenzucht in vollem Umfange erkannt worden, und schon unmittelbar nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln sehen wir eine Reihe von Forschern und Instituten damit beschäftigt, die Errungenschaften der Bastard-, Kreuzungs- oder Mendel-Analyse, wie man kurz zu sagen pflegt, auf ihre praktische Verwendbarkeit zu prüfen. Vor allem sind Tschermak, Fruwirth, Johannsen, Nilsson-Ehle und die Svalöfer Schule vorangegangen, und sehr bald haben sich auch zahlreiche amerikanische Pflanzenzüchter (East, Emerson, Shull u. a.) dieser Aufgabe zugewandt. Viel zurückhaltender haben sich anfangs die Tierzüchter gegenüber den Fortschritten der Erblichkeitslehre verhalten. Alle die Gründe, aus welchen sich überhaupt die Tiere für die Verfolgung der Vererbungserscheinungen weniger als die Pflanzen eignen, ihre größere Sprödigkeit gegenüber dem Experiment, die Unmöglichkeit einer Selbstbefruchtung, ihre langsame Geschlechtsreife und geringere Fruchtbarkeit, spielen natürlich bei dem wertvollen Haustiermaterial eine besonders wichtige Rolle. Indessen wurde auch hier bald in systematischer Weise, besonders von seiten Pearls und seiner Mitarbeiter (Exp.-Station Orono [Maine]) vorgegangen und auch in Deutschland begann sich das Interesse für den Gegenstand bei den praktischen Tierzüchtern zu regen. Näheres darüber ist in den Lehrbüchern von Fruwirth, Kronacher und Pusch-Hansen, denen diejenigen von Bateson und Baur anzureihen sind, zu finden[1]). Hier können nur einige Leitlinien hervorgehoben werden.

---

[1]) Zum Zweck der ersten Orientierung seien noch genannt: Baur, Beitr. z. Pflanzenzucht, Heft 3, 1913; die Flugschriften d. D. Ges. f. Züchtungsk., Nr. 22 (Wilsdorf), Nr. 23 (Henseler), Nr. 50 (Haecker); K. Keller, Wiener tierärztl. Woch., Bd. 6, 1919; R. Pearl, Genetics and breeding, Sci., Vol. 37, 1913.

Aus dem Hauptergebnis der Mendelforschung, nämlich aus dem Satze, daß eine große Zahl der unterscheidenden Rassenmerkmale bei der Vererbung den Charakter von diskontinuierlichen, selbständigen und spaltbaren Einheiten zeigt, ergeben sich für die praktische Tierzucht zunächst ein paar Winke für das Verständnis einiger allbekannter und bisher wenig geklärter Erscheinungen, dann aber auch verschiedene Lehren in positiver und negativer Richtung.

Erklärt wird vor allem die den Tierzüchtern geläufige **Instabilität** vieler Formen[1]), das Auftreten der „ever sporting varieties" (Punnett). Zum Teil könnte es sich hier allerdings um neue sprungweise Abänderungen erblicher Art (Mutationen) handeln. Nicht selten werden aber intermediäre heterozygote Formen (*DR*-Formen) vorliegen, die bei der Weiterzucht immer wieder der Aufspaltung anheimfallen. Wenn z. B. nach einer alten Erfahrung der Kanarienzüchter Vögel mit langen, liegenden, symmetrisch vom Scheitel abstehenden Federn, wie sie auf den Ausstellungen gewünscht werden, niemals rein fortgezüchtet werden können, so erklärt sich dies dadurch, daß die betreffenden Formen als intermediäre Heterozygoten durch die Kreuzung von Vögeln mit krausen aufrechten Hauben (*D*) und Glattköpfen (*R*) erhalten werden. Bei ihrer Weiterzucht werden daher neben den gewünschten *DR*-Formen stets auch *DD*- und *RR*-Individuen auftreten.

Das gleiche gilt für die „blauen" Andalusierhühner und „blauen" Wensleydaleschafe, welche beide durch Kreuzung einer schwarzen und weißen Rasse als heterozygoter Zustand entstehen und dementsprechend bei Weiterzucht immer wieder schwarze und weiße Heterozygoten abspalten.

Überhaupt wird man in der Regel finden, daß intermediäre oder neue Formen, die durch Kreuzung zweier reiner Rassen entstanden sind, sich nicht rein weiterzüchten lassen, und daß nur in verhältnismäßig seltenen Fällen intermediäre F_1-Bastarde den Ausgangspunkt für konstante Bastardrassen bilden (S. 199).

Eine Instabilität der Rasse kann sich auch darin äußern, daß in durchaus unregelmäßiger Weise ungewöhnliche Aberrationen, die **„Sports"** der Züchter, die „single variations" Darwins auftreten. Auch hierbei können Spaltungs- und Neukombinationsvorgänge Mendelscher Art die Ursache sein. Wenn z. B. in einer weißen Schafherde von Zeit zu Zeit ein schwarzes Individuum zum Vorschein kommt, so könnte entweder an eine Mutation oder auch an Mendelprozesse gedacht werden. Am nächsten liegt es, das (dominierende) Weiß der Mehrzahl der Schafe auf die Anwesenheit eines epistatischen Hemmungsfaktors *H* zurückzuführen, welcher die Entwickelung der

[1]) Vgl. auch Bateson und Saunders 1902 (s. Kap. 22/23, S. 232), S. 131; Bateson, Mend. Princ. 1909, S. 298. Über Andalusierhühner s. Bateson, l. c., S. 51; über Wensleydaleschafe Bunsow 1910 (s. S. 224).

Pigmentierung verhindert. Wenn dann einige Individuen in bezug auf diesen Faktor heterozygot (*Hh*) sind, so werden immer dann schwarze Schafe entstehen können, sobald eine Kreuzung zwischen zwei solchen Tieren (*Hh* × *Hh*) erfolgt.

Früher hätte man in solchen Fällen wohl auch gesagt, daß die schwarze Farbe in den weißen Tieren „latent" vorhanden sei. Indessen haben die Untersuchungen von Bateson, Tschermak, Shull[1]) u. a. ergeben, daß man unter Latenz bisher offenbar sehr verschiedene Dinge verstanden hat, es ist also, wie Johannsen sagt, der Begriff der Latenz zu den in voller Auflösung befindlichen zu rechnen.

Ähnliches gilt für diejenigen Fälle, in welchen der Tierzüchter bisher von **Rückschlag** oder **Atavismus** gesprochen hat. Auch dieser Begriff ist in sichtlicher Umwandlung begriffen. Schon Weismann und de Vries[2]) haben hier den Hebel angesetzt, aber erst die neugewonnenen Vorstellungen von der Entstehung und Spaltbarkeit zusammengesetzter Charaktere haben eine wesentliche Klärung herbeigeführt. Man hat mit Plate (1910) zwei Hauptformen des Rückschlags zu unterscheiden: die Spontan- und die Kreuzungs- oder Hybridatavismen. Die ersteren entstehen ohne vorherige Rassenkreuzung als sprungweise Variationen, und zwar in der Regel als Entwickelungshemmungen oder retrogressive Mutationen, d. h. als unvollständige Organbildungen, welche durch Stehenbleiben der Entwickelung auf einem früheren oder späteren Stadium zustande kommen und gleichzeitig als Reproduktionen früherer phylogenetischer Organisationsstufen aufgefaßt werden können (z. B. der Kryptorchismus oder das Zurückbleiben der Hoden in der Bauchhöhle bei Menschen und Pferden). Eine seltenere Form von Spontanatavismen bilden die degressiven Mutationen, welche nach de Vries durch Aktivwerden einer „latenten" Anlage entstehen (S. 285)[3]).

Den zweiten Haupttypus bilden die Kreuzungsatavismen, d. h. Rückschläge auf die wirkliche, historisch nachweisbare Stammform[4]), die bei Kreuzung durch das Zusammentreffen zweier oder mehrerer, auf verschiedene Rassen verteilter Faktoren innerhalb einer Zygote zustande kommen. Beispiele sind das Auftreten der grauen Wildfarbe bei Kreuzung andersfarbiger Mäuse oder der purpurnen Blütenfarbe bei einigen Lathyrus-Kreuzungen (S. 210). Es findet also in solchen Fällen nicht, wie man früher vielfach annahm, ein vollständiges Neuauftreten alter verschwundener Merkmale statt, vielmehr sind die betreffenden Erbeinheiten, durch deren Kombinierung

---

[1]) Tschermak 1903 (s. Kap. 24, S. 246); Shull, Amer. Natur., Vol. 42, 1908.

[2]) Keimpl., S. 401 bzw. Mutationsth., I. Teil, S. 482.

[3]) Vgl. Haecker 1913 (s. Kap. 13, S. 131), S. 37, wo zur Erklärung die Pluripotenzhypothese herangezogen wird.

[4]) Also der physiologische Atavismus nach de Vries (im Gegensatz zum phylogenetischen Atavismus, d. h. dem Rückschlag auf die nur auf Grund systematischer Untersuchungen vermutete Stammform). Vgl. auch Plate 1910, S. 590.

die Charaktere der Stammform gebildet werden, in den verschiedenen Aszendenten stets, wenn auch getrennt voneinander, vorhanden gewesen. Wir haben es hier mit einem Gebiet zu tun, auf welchem in der Tat die Mendel-Analyse manche, auch in praktischer Hinsicht äußerst wertvolle Aufklärung bringen könnte.

Ferner fällt auch ein Licht auf die bisher wenig erklärbare Erscheinung der **Individualpotenz**, d. h. die scheinbare Fähigkeit einzelner, insbesondere männlicher Zuchttiere, bestimmte morphologische oder funktionelle Eigenschaften unabhängig von der Qualität des anderen Elters annähernd gleichmäßig auf die Nachkommen zu übertragen. Bestehen nämlich in einer gemischten Rasse in bezug auf jene Eigenschaft (Haarfarbe, Schnelligkeit) mehrere reine Linien A, B, C, D ... („blood lines" nach Pearl, „strains" der englischen Züchter), und ist in diesen die betreffende Qualität derart abgestuft, daß zwischen den einzelnen Stufen (multiplen Allelomorphen) a, b, c, d ... die Relation $a > b > c > d$ ... besteht (s. S. 237), so wird bei der Paarung eines Individuums der Linie A mit einem Gliede einer beliebigen anderen Linie in der ersten Generation selbstverständlich immer die Eigenschaftsstufe a durchdringen[1]).

Es kann dann vorkommen, daß ein Tier mit relativ geringer persönlicher Leistung lauter hochwertige Nachkommen erzeugt, dann nämlich, wenn ersteres eine extreme Minus-Fluktuation einer guten Linie darstellt. Umgekehrt kann ein ausgezeichnetes Leistungstier eine sehr geringe Vererbungskraft aufweisen, wofern es eine extreme Plus-Variante einer schlechten Linie darstellt.

Auch auf die Erscheinungen, die sich bei **Inzucht** (Verwandtenpaarung, Konsanguinität) und **Inzestzucht** (Geschwisterpaarung) zeigen, werfen die neueren Ergebnisse einiges Licht. Es sind hier mehrere Fälle zu unterscheiden.

Gelegentliche Inzucht, z. B. beim Menschen die Verbindung von Vetter und Base, scheint nur dann die Nachkommen in ungünstigem Sinne zu beeinflussen, wenn in der Familie krankhafte Anlagen mitgeführt werden, die durch solche Ehen summiert oder verstärkt werden, oder, wie man vom Mendelschen Standpunkt aus in manchen Fällen sagen darf, wenn durch Zusammentreten rezessiver Anlagen homozygotisch-rezessive Individuen entstehen, in welchen die Anomalie oder Krankheit infolge der Homozygotie manifest wird. Auch bei häufiger auftretender Verwandtenpaarung innerhalb einer Familie oder Population ist anscheinend keine spezifisch degenerierende Wirkung der Inzucht anzunehmen[2]), vielmehr wird damit nur die Möglichkeit gegeben, einerseits ungünstige, andererseits aber ebensogut vorteilhafte Qualitäten manifest werden zu lassen oder zu summieren. So würde sich der berühmte Fall der Ptolemäer erklären, bei welchen durch sieben Generationen hindurch

[1]) Vgl. Pearl 1911a, sowie Bunsow 1910, S. 144.

[2]) Vgl. Strohmayer, Monatsschr. Psych. u. Neur., Bd. *22*, Erg.-Heft, 1907; Martius 1914 (s. Kap. *2*, S. 17), S. 205; Lundborg 1913 (s. Kap. 31, S. 340), S. 492.

mit geringen Unterbrechungen Geschwisterehen stattfanden, ohne daß sich eine Degeneration bemerklich machte, und ebenso Beobachtungen bei verschiedenen Völkern (Rehoboths, Pitcairn-Insulaner)[1]), bei denen eine enge Konsanguinität ohne Beeinträchtigung der Lebenskraft nachweisbar ist. Eine mindestens nicht ungünstige, sondern vielfach deutlich festigende Wirkung der Verwandtschaftszucht bzw. des wiederholten „Anschlusses" an bestimmte hervorragende Ahnen, ist bei Haustieren nachzuweisen (s. oben S. 15)[2]) und nach Frölich auf die durch Inzucht begünstigte Herausspaltung von Homozygoten zurückzuführen. Auch den Angaben von Ritzema Bos, der bei Wanderratten als Folge der Inzucht Abnahme der Fruchtbarkeit und andere Zeichen einer Konstitutionsschwächung beobachtete, stehen entgegengesetzt lautende von H. D. King gegenüber, wonach bei Verwendung eines gesunden Stammes und bei Auslese der besten Individuen die Inzucht ohne schädliche Folgen bleibt[3]).

Extremste Inzucht, wie sie durch andauernde künstliche Selbstbestäubung einer normalerweise auf Fremdbestäubung eingerichteten Art, z. B. des Maises, herbeigeführt werden kann[4]), bewirkt die automatische Aufspaltung eines Stammes in homozygote reine Linien, von denen einige infolge Zusammentretens rezessiver, ungünstig beschaffener Gene nicht fortpflanzungsfähig sind, die überlebenden aber sich als gesund und konstant erweisen (Shull, East und Hayes, Jones). Wie diese automatische Vermehrung der Homozygoten und Reduktion der Heterozygoten[5]) zustande kommt, deutet schon die einfachste monohybride Kreuzung an: in F_2 findet man 50 Proz. Heterozygoten und 50 Proz. Homozygoten; erstere werden das nächste Mal wieder auf die Hälfte reduziert, während die letzteren selbst wieder nur Homozygoten liefern, so daß F_3 nur noch 25 Proz. Heterozygoten enthält usw. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei polyhybriden Kreuzungen.

Nach Jones, der die Mais-Versuche von East und Hayes weitergeführt hat, findet bei Inzucht in den ersten Generationen eine Verminderung der Größe, Lebenskraft, Produktivität und Variabilität statt, ohne daß jedoch spezielle Entwickelungsstörungen (Übergang zur Monöcie, Zwergwuchs, Mosaikfärbung, Albinismus u. a.) sich bemerklich machen. Die überlebenden Linien bleiben konstant, auch wird durch Kreuzung zweier Inzucht-Linien die Lebenskraft vielfach wieder in auffälliger Weise erhöht.

---

[1]) Siehe S. 320.

[2]) Vgl. de Chapeaurouge, Kronacher, Frölich, s. Kap. 2, S. 17; sowie Flugschr. D. Ges. Züchtungsk., Nr. 14 (Steinhauss, Nonius-Zucht im Gestüt Mezöhegyes), Nr. 19 (Weber, Inzestzucht bei Ziegen).

[3]) J. Ritzema Bos, Biol. Centralbl., Bd. 14, 1894; H. D. King, Journ. Hered., Vol. 7, 1916; vgl. Jones 1918, S. 20.

[4]) Ausführliche Literaturbesprechungen finden sich bei East und Hayes (1912) und Jones (1918).

[5]) Vgl. die Kurven bei Jones 1918, S. 23.

Auch das Gegenstück der Inzuchtwirkungen, die bei Kreuzungen häufig hervortretende, schon von Gärtner (1852) nachgewiesene **Erhöhung der Lebens- und Wachstumsenergie** (hybrid vigor, Heterosis nach Shull, Luxurieren, s. S. 204) wurde mehrfach mit Mendelprozessen in Verbindung gebracht. Man dachte sich[1]), daß bei Kreuzung von zwei Defektrassen (z. B. *AAbb* und *aaBB*), die durch Minusmutation einzelner Merkmale entstanden sind, in F_1 die normalen und daher die Entwickelung fördernden dominanten Merkmale gehäuft bzw. die kräftigen Wildcharaktere neu kombiniert werden. Vielleicht ist auch die Anschauung[2]) richtig, daß im befruchteten Keim schon die durch die Ungleichheit der Gameten bedingte Gleichgewichtsstörung als fördernder Reiz auf Stoffwechsel und Zellteilung wirkt.

Ein praktischer Wink in negativer Richtung ist durch den Hinweis darauf gegeben, daß der **künstlichen Selektion** wenigstens in gewissen Fällen anscheinend ganz bestimmte Grenzen gezogen sind. Nach den Ergebnissen von Johannsen, Pearl u. a. soll es ja innerhalb einer Population nur möglich sein, eine Isolierung der in bezug auf ein bestimmtes Merkmal reinen Linien (bei quantitativen Merkmalen eventuell eine Isolierung der extremen Formen) vorzunehmen, dagegen soll, sobald die Isolierung stattgefunden hat, die Selektion keinen Einfluß mehr haben (s. S. 281). Indessen sind, wie wir sahen (S. 288), auf diesem Gebiete keineswegs alle Experimente eindeutig.

In positiver Hinsicht ist dadurch, daß auf Grund der neuen Ergebnisse die Bedeutung der Individualzüchtung stärker hervortritt, ein überaus wichtiger Anhaltspunkt für die **Konsolidierung und Verbesserung der Rassen** gewonnen worden. Um den züchterischen Wert einer bestimmten Rasse zu beurteilen, darf nicht mit Massen operiert werden, vielmehr sind die Erblichkeitsverhältnisse der einzelnen Individuen zu verfolgen (S. 277). Dabei ist zu beachten, daß da, wo Fluktuationen vorliegen, die Beschaffenheit des Somas kein sicheres Kriterium für die Zusammensetzung der Gameten und damit für die Beschaffenheit der Nachkommen darbietet. Wenn eine Henne im Jahre 200 Eier legt, so darf man nicht ohne weiteres erwarten, daß ihre Nachkommen wieder „200-Eier"-Hennen sind, und ebenso brauchen die Nachkommen einer besonders schweren und besonders zuckerhaltigen Rübe nicht über das Mittelmaß hinauszugehen.

Soll also aus einer gemischten Rasse oder Population, z. B. einem aus zwei Farbenvarietäten (Braunen und Füchsen) bestehenden Pferdeschlag, eine reine Rasse gezogen werden, so kann man zunächst nach

[1]) Keeble u. Pellew, Journ. Gen., Vol. 1, 1910 (Erbsen); A. B. Bruce, Sci., N. S., Vol. 32, 1910; Jones 1918, S. 82.

[2]) A. F. Shull, Biol. Bull., Vol. 24, 1912 (Hydatina); East u. Hayes 1912, S. 37; G. H. Shull 1914, S. 126; Castle 1916, S. 223.

den für den Menschen angegebenen Regeln aus den vorliegenden Daten ein vorläufiges Urteil über Dominanz und Rezessivität (epi- oder hypostatisches Verhalten) der einzelnen Charaktere gewinnen, in unserem Falle also die Dominanz der braunen Farbe nachweisen. Nun wird die rezessive Rasse ohne weiteres fixiert werden können, da offenbar alle fuchsfarbigen Individuen rezessive Homozygoten (RR) sind und ihre Paarung stets wieder rezessive Homozygoten liefert. Um die dominante Rasse zu fixieren, wird durch Kreuzung der als Zuchttiere in Betracht kommenden dominanten Individuen mit einem rezessiven, als „Analysator“ [1]) dienenden Tiere festzustellen sein, welche von den ersteren in bezug auf den dominierenden Charakter, in unserem Falle die braune Farbe, homozygot (rein dominant, Vollblut) oder heterozygot (Halbblut) sind. Im ersteren Falle werden alle Nachkommen, im letzteren 50 Proz. die braune Farbe aufweisen. Nur die homozygoten Tiere werden sich für die Begründung einer rein braunen Rasse eignen.

Liegen nur Individuen mit dem dominierenden Charakter vor, so sind Prüfkreuzungen vorzunehmen. Das Zahlenverhältnis der Nachkommen wird dann einen ersten Anhaltspunkt dafür liefern, ob eine Paarung $DD \times DD$, $DD \times DR$ oder $DR \times DR$ stattgefunden hat, da nur in letzterem Falle rezessive Tiere zum Vorschein kommen. Durch weitere Kreuzungen ist dann zu entscheiden, welche Ausgangsindividuen homo- und welche heterozygot waren.

Im wesentlichen die nämlichen Methoden, welche für die Isolierung reiner Rassen aus einem gegebenen Gemisch anzuwenden sind, finden auch Platz, wenn es sich darum handelt, **neue Kombinationen** (Kreuzungsnova) von dauerndem Bestande herzustellen, also Bildungen, die in bezug auf alle in Betracht kommenden Faktoren homozygot sind. Hier ist vor allem zu beachten, daß im allgemeinen nur bei rein monohybriden Kreuzungen die Beschaffenheit der F_1-Generation für das Gelingen oder Nichtgelingen der gewünschten Kombination entscheidend sein kann und daß in anderen Fällen letztere erst in der F_2-Generation zum Vorschein kommt. Es ergibt sich daraus, daß es unzweckmäßig ist, F_1-Individuen, welche das Gesuchte nicht gewähren, ohne weiteres von der Zucht auszuschließen, denn in vielen Fällen wird bei einem Teil ihrer Nachkommen die gewünschte Kombination dennoch zum Vorschein kommen.

In vielen Fällen werden speziell die F_1-Kombinationen für Gebrauchszwecke besonders wertvoll sein. Diese müssen immer wieder durch Kreuzung der P-Formen gewonnen werden, und zu diesem Zwecke ist die Reinheit der letzteren aufrecht zu erhalten. Auf diesem Wege können beim Mais, besonders durch Kreuzung von Inzucht-Linien (s. oben S. 417), immer wieder wertvolle F_1-Pflanzen mit bedeutendem „hybrid vigor“ erzielt werden, während z. B. beim

[1]) Vgl. Nilsson-Ehle 1911b (s. Kap. 24, S. 246), S. 18.

Tabak die F_1-Generation Blätter von schlechter Qualität liefert und erst in den folgenden Generationen die erwünschten Eigenschaften zutage treten[1]). Ein anderes Beispiel für die Anwendung dieses Prinzips bildet die Maultierzucht.

Bei Pflanzen kann unter Umständen auch die asexuelle Vermehrung als Mittel dienen, eine durch Bastardierung erzielte nützliche F_1-Kombination dauernd zu erhalten, wie denn z. B. die im Handel käufliche Gartennelke einen durch Ableger vermehrten geschlechtlichen Bastard darstellt[2]).

Schon früher bildeten in der Tier- und Pflanzenzucht, neben der auf die gewöhnliche Variabilität der reinen Arten sich erstreckenden Zuchtwahl, die durch Kreuzung erzielten und durch Selektion isolierten Neukombinationen von konstantem Charakter eine der Hauptquellen der züchterischen Neuheiten. Besonders berühmt sind die Synthesen des kalifornischen Obst- und Gemüsezüchters Luther Burbank geworden[3]). Wie aber namentlich Bateson[4]) hervorgehoben hat, ist die alte Annahme, daß eine lange Zeit und fortgesetzte Zuchtwahl dazu nötig sei, um eine neue Varietät zu fixieren und sie reinziehend (breeding true) zu machen, irrtümlich, denn die homozygoten, für die Reinzucht als Ausgangspunkt dienenden Individuen kommen ja schon in der F_2-Generation zum Vorschein, und die Rassenreinheit kann dann mit Hilfe der F_3-Generation endgültig hergestellt werden. Soweit es sich also um Erlangung und Fixierung neuer Typen durch Neukombination handelt, ist man jetzt in der Lage, den Prozeß der Zuchtwahl bedeutend zu beschleunigen.

Die neuen Ergebnisse gewähren schließlich auch die Möglichkeit, in das Wesen der **Korrelation**[5]) einzudringen und ihre wirkliche Bedeutung für die praktische Zucht klarzulegen. Von Korrelation spricht man, wenn zwei Merkmale derart im Zusammenhange miteinander stehen, daß sie in ihrem Auftreten gegenseitig aneinander gebunden sind und daß Abänderungen des einen auch solche des anderen mit sich bringen. Es kann dann entweder der physiologische Zusammenhang zwischen den Merkmalen klar zutage liegen, wie im Falle des Habsburger Familientypus, wo eine erbliche Anomalie der Hypophyse die exzessive Entwickelung sowohl der Unterlippe als auch des Unterkiefers herbeiführen kann, oder bei Campanula, wo die petaloide Entwickelung des Kelches und seine Umwandlung zu einer zweiten Corolla direkt kausalmechanisch die Rückbildung der weiblichen Organe bedingt[6]). In anderen Fällen kann auf experimentellem Wege ebenfalls eine „Verkoppelung" zweier Erbeinheiten

[1]) Jones 1918, S. 60; Hayes, Correl. and inh. in Nicot. Tab. Conn. Agr. Exp. Stat., Bull. 171, 1912.

[2]) Vgl. East 1910.

[3]) Vgl. de Vries, Mut. II, S. 53; Wilson 1913, s. Kap. 35, S. 396.

[4]) 1909, S. 291, 298.

[5]) Vgl. zur ganzen Frage auch Bateson 1909, S. 200; Johannsen, El. Erbl.; Plate 1910, S. 593; Lang 1914, S. 141, 368.

[6]) Correns, Bast. mit anomalen Sippen. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 41, 1905, S. 466.

festgestellt werden, ohne daß es aber zurzeit möglich wäre, den inneren Zusammenhang nachzuweisen, so wenn bei Mäusen bestimmte Haarfärbungen immer zusammen mit Rot- oder Schwarzäugigkeit auftreten, oder wenn bei weißen und weißgefleckten Schafen und Schweinen, die mit Buchweizen gefüttert und dem Sonnenlicht ausgesetzt werden, bestimmte, als Fagopyrismus bezeichnete Hautaffektionen entstehen, welche bei schwarzen Tieren nicht auftreten.

Die Tierzucht hat nun vielfach Erfahrungen dieser Art auszunutzen versucht, indem sie sich in der Auswahl der Zuchttiere nach äußeren Merkmalen richtete, die mit der gewünschten Eigenschaft erfahrungsgemäß korrelativ verbunden erscheinen. So wurden z. B. in Süddeutschland lange Zeit hindurch bei der Simmentaler Zucht einfarbige, speziell semmelfarbige Tiere bevorzugt, weil ein gewisser korrelativer Zusammenhang zwischen der Einfarbigkeit und der Milchergiebigkeit angenommen wurde, was indessen schon von züchterischer Seite [1]) bestritten wurde. Jedenfalls ist es aber klar, daß die Aufdeckung von wirklichen Korrelationen von großem tier- und pflanzenzüchterischem Interesse ist, und ebenso bildet auch auf medizinischem Gebiete die Korrelationsfrage ein ätiologisches Problem von größter Wichtigkeit.

Sehr beachtenswert ist vor allem die Tatsache, daß die Korrelation zwischen zwei Organen nicht immer bei sämtlichen Individuen oder Rassen einer Art die gleiche Festigkeit besitzt, d. h es können zwei Erbeinheiten unter gewissen Umständen miteinander verkoppelt sein, während sie unter anderen Verhältnissen spaltbar sind, so z. B. beim Mais, wo in einzelnen Fällen eine vollständige Korrelation zwischen der roten Farbe der Spindel und der roten Farbe des Perikarps besteht, während in anderen Fällen sogar eine Repulsion der Anlagen anzunehmen ist, wodurch ihr gleichzeitiges Auftreten in derselben Gamete verhindert zu sein scheint (Emerson). Sogar die einzelnen sekundären Geschlechtscharaktere einer Spezies können in hohem Maße unabhängig voneinander variieren, wie das z. B. bei Cladoceren für intersexuelle, d. h. eine Mischung von männlichen und weiblichen Charakteren aufweisende Individuen gilt [2]).

Die Frage, ob und in welchem Grade zwei Eigenschaften desselben Individuums in Korrelation zueinander stehen, kann zunächst statistisch geprüft werden [3]). Pearson, Yule u. a. haben dabei die Bravaissche Formel angewandt, wonach der Korrelationskoeffizient

$$r = \frac{(p_1 \times a_{x_1} \times a_{y_1}) + (p_2 \times a_{x_2} \times a_{y_2}) + \cdots}{n \times \sigma_x \times \sigma_y} = \frac{\Sigma\, p\, a_x\, a_y}{n\, \sigma_x\, \sigma_y}$$

ist. Dabei bedeutet a_{x_1} die Abweichung, welche eine bestimmte Variante X_1 der Eigenschaft X von ihrem Mittelwert (s. S. 13) zeigt, a_{y_1} die Abweichung einer gleichzeitig (bei demselben Individuum) auftretenden Variante Y_1 der Eigenschaft Y, p_1 die

[1]) Vgl. V. Strebel, Die Hohenheimer Rindviehherde. Plieningen 1901.
[2]) A. Banta, Sex and sex intergrades in Cladocera. Proc. Nat. Ac. Sci., Vol. 4, 1918.
[3]) Vgl. besonders Johannsen, El. Erbl., 18. u. 19. Vorles., und Lang 1914, S. 368.

Klassenfrequenz, d. h. die Zahl der Fälle, in welchen die Varianten X_1 und Y_1 nebeneinander vorkommen. Die Produkte $p \cdot a_x \cdot a_y$ sind zu summieren, was durch das Zeichen Σ angedeutet wird. n bedeutet die Gesamtzahl aller einzelnen Fälle, σ_x und σ_y die Standardabweichung der X- und Y-Eigenschaft (S. 13).

Es ergibt sich für r stets eine Zahl zwischen $+1$ und -1. Ist $r = +1$, so besteht eine vollständige (positive) Korrelation; ist $r = 0$, so fehlt jede Korrelation; stellt r einen negativen Wert dar, so nimmt das eine Merkmal zu, während das andere abnimmt (negative Korrelation).

Vereinfachte Berechnungsweisen sind von Harris (vgl. die historische Zusammenstellung: An outline of current progress etc., Amer. Natur., Vol. 50, 1916, sowie Lang, S. 389 und Jennings, Computing correlation etc., Amer. Natur., Vol. 45, 1911) vorgeschlagen.

Spezielle Formeln sind in solchen Fällen zu benutzen, in denen das Verhältnis zwischen einer variablen „unabhängigen" Größe X und einigen ihrer Unterabteilungen oder Komponenten, also „abhängigen" Variablen Y_1, Y_2 ... zu betrachten ist, z. B. bei Pflanzen das Verhältnis zwischen der Gesamtzahl der Samenanlagen (Ovula, Eichen) und der Zahl der keimfähigen Samen oder beim Haushuhn das Verhältnis zwischen der Eiproduktion im ganzen Jahre und derjenigen der einzelnen Monate (Harris u. Blakeslee, Genetics, Vol. 3, 1918). Das Verfahren kann auch angewandt werden, um das Geschlechtsverhältnis zu berechnen, zunächst das Verhältnis der Gesamtzahl der Individuen (z. B. der Ferkel eines Wurfes oder der Blüten eines zwittrigen Blütenstandes) zur Zahl der männlichen oder weiblichen Individuen. Vgl. J. A. Harris, Further illustration etc., Genetics, Vol. 3, 1918 (mit Literaturverzeichnis).

Eines der wichtigsten Mittel, in das Gebiet der Korrelationserscheinungen weiter einzudringen, ist nun offenbar eben die Kreuzungsanalyse. Vor allem ist es auf diese Weise möglich, scheinbare Korrelationen, d. h. Verbindungen (Komplexionen) von Merkmalen, die auf Grund natürlicher oder künstlicher Zuchtwahl innerhalb einer Art oder Rasse, jedes für sich, den homozygoten Zustand erreicht haben, aufzuheben oder zu „brechen" (Johannsen), und echte, genotypische oder idioplasmatische Korrelationen, d. h. Komplexe von mehreren Eigenschaften, denen eine und dieselbe Erbeinheit zugrunde liegt (S. 272) oder deren Erbeinheiten sich bei der Übertragung als „gekoppelt" erweisen, festzustellen. Auch auf das Wesen der epigenetischen, funktionellen oder physiologischen Korrelationen, d. h. der während der Ontogenese oder zwischen funktionierenden Organen sich ergebenden Verkettungen, vermag die Kreuzungsanalyse vielfach Licht zu werfen.

Auch in der **Menschenkunde** oder **Anthropologie** im weitesten Sinne beginnt die zunehmende Kenntnis der Regelmäßigkeiten, welche bei der Vererbung normaler Eigenschaften und anomaler Veranlagungen des Menschen hervortreten, eine immer weiter um sich greifende praktische Bedeutung zu erlangen.

Die Erkenntnis, daß innerhalb der menschlichen Familien im allgemeinen keine besonders zähe Vererbung der körperlichen und geistigen Eigenschaften im direkten Mannesstamm und keine durch viele Generationen sich fortsetzende Übertragung eines bestimmten Familientypus erfolgt, daß vielmehr die Mutter ebenso häufig wie der Vater die Beschaffenheit der Kinder und speziell der

Söhne beeinflussen kann (S. 326), muß, wie ohne weiteres zu sehen ist, für die weitere Entwickelung unseres, auf der Grundlage des Vaterrechts stehenden Familienbegriffes und der familienrechtlichen Grundanschauungen eine praktische Bedeutung gewinnen. Das Aussterben einer Familie im Mannesstamm, das Verschwinden eines berühmten Namens aus der Welt- und Kulturgeschichte ist vererbungsbiologisch anders zu bewerten, als dies nach den landläufigen Vorstellungen zu geschehen pflegt[1]).

Die Verwertung der neueren Erfahrungen in der Völkerkunde ist, wie gezeigt wurde, erst in den Anfängen begriffen, und unsere Anschauungen über die Bedeutung der Rassen- und Völkermischung beginnen eben erst eine feste Grundlage zu erhalten (S. 327). Daß es für das Kolonialwesen und in einzelnen Ländern für die Einwanderungspolitik von ungeheurer Wichtigkeit sein wird, ob auf diesem Gebiete die Kenntnisse rascher vorzudringen imstande sind, ist ohne weiteres ersichtlich. Speziell für Amerika hat die Frage eine vitale Bedeutung[2]).

Auf medizinisch-ätiologischem Gebiete steht die Konstitutionsforschung bereits in engster Fühlung mit der experimentellen und allgemeinen Vererbungslehre, und daß auch dem praktischen Arzt die Hauptbegriffe und -ergebnisse dieser Wissenschaft in Fleisch und Blut übergehen müssen, wird mehr und mehr anerkannt. Auch spezielle Rückschlüsse können aus einigen vererbungsgeschichtlichen Sätzen, z. B. aus der entwickelungsgeschichtlichen Vererbungsregel, schon jetzt gezogen werden. Z. B. liegt die Folgerung nahe, daß der Diabetes insipidus, weil er im Gegensatz zu den meisten, durch das Blutdrüsen- und Nervensystem bedingte oder beeinflußte Krankheiten in regelmäßiger Weise, nach Art eines dominanten Merkmals, übertragen wird, relativ einfach-verursacht sein muß und daher wahrscheinlich auf einen primären Nierendefekt zurückzuführen ist[3]).

Eine nicht geringere Bedeutung hat die Vererbungsforschung für die Eugenik oder Rassenhygiene, welche durch soziale Maßnahmen eine fortschreitende Verminderung des im Volkskörper vorhandenen tüchtigen Keimgutes verhindern, das quantitative Verhältnis der guten und schlechten Anlagen zugunsten der ersteren verschieben und den Durchschnitt der physischen und psychischen Qualitäten heben will[4]).

In bezug auf die außerordentlich schwierige Frage, inwieweit hier die Gesetzgebung durch Vorschriften über Anzeigepflicht, durch

---

[1]) Haecker 1917.

[2]) Vgl. Davenport, The effects of race intermingling. Proc. Am. Phil. Soc., Vol. 56, 1917.

[3]) Haecker, Mediz. Klinik 1918, Nr. 40.

[4]) Vgl. zur Orientierung Schallmayer, Gruber u. Rüdin, Pearl 1915, Castle 1916, sowie Problems in Eugenics. Papers I. Intern. Eugenics Congress. London 1912.

Internierung, Eheverbote und zwangsweise „Sterilisierung", d. h. operative Unterdrückung des Zeugungsvermögens, vorzugehen verpflichtet und in welchem Umfange sie dies erfolgreich zu tun imstande ist, kann nur sehr langsam Klärung geschaffen werden, denn auch da, wo die Gesetzgebung in weiterem Umfange bereits eingegriffen hat, wie in der Schweiz und in den Vereinigten Staaten, ist man sich bewußt, daß solche Maßnahmen vielfach zweischneidig und unsicher sind und im günstigsten Falle nur sehr langsam zum Ziele führen können[1]). So darf jedenfalls gesagt werden, daß fast noch mehr als direkte gesetzgeberische Eingriffe die ethische und hygienische Erziehung des Volkes wirken kann, und der Ausspruch Lundborgs hat sicher einen richtigen Wahrheitskern, daß Rassenerhaltung und Rassenverbesserung, wie bei den alten Juden und Japanern, die Gestalt eines religiösen Kultus annehmen muß.

Literaturverzeichnis zu Kapitel 37.

Bateson 1909, s. Kap. *22/23*, S. *232*.
Baur, Einführung, s. Kap. *22/23*, S. *232*.
Bunsow 1910, s. S. *224*.
Castle, W. E., Genetics and eugenics. Cambr. Harv. Univ. Press 1916.
East 1910, s. Kap. *27*, S. *290*.
—, E. M., and Hayes, H. K., Heterozygosis in evol. and in plant breed. U. S. Dept. of Agr. (Bureau Plant Industry), Bull. 243, 1912.
Emerson, R. A., Genetic correl. etc. in maize. 24th Ann. Rep. Nebraska Agr. Exp. Stat., Lincoln 1911.
Frölich 1918, s. Kap. *2*, S. 17.
Fruwirth, C., Die Züchtung d. landw. Kulturpflanzen. I—IV. Berlin 1909—1910.
Gruber u. Rüdin, s. Kap. *2*, S. 17.
Haecker 1917, s. Kap. 30, S. 329.
Johannsen, Elem., s. Kap. *27*, S. *290*.
Jones, D. F., The effects of inbreeding and crossbreeding upon dev. Conn. Agr. Exp. St., Bull. 207, 1918.
Kronacher 1919, s. Kap. *2*, S. 17.
Lang 1914, s. Kap. *2*, S. 17.
Pearl, R., Inheritance in blood lines etc. Ann. Rep. Am. Breeders Ass., Vol. 6, 1911.
—, Modes of research in Genetics. New York 1915.
Plate, L. 1910 (Ver. u. Desc.), s. Kap *22/23*, S. *233*.
—, Vererbungslehre. Leipzig 1913.
Puschs Handb. d allg. Tierz. Herausgeg. von J. Hansen.
Schallmayer, W., Eugenik. Arch. Frauenk., Bd. 1, 1914.
—, Vererbung u. Auslese. 4. Aufl. Jena 1920.
Shull, G. H., A new Mendelian ratio and sev. types of Latency. Amer. Natur., Vol. 42, 1908.
—, The genotypes of maize. Amer. Natur., Vol. 45, 1911.
Tschermak, E., 1903, s. Kap. *24*, S. *246*.

[1]) Vgl. R. Pearl, Sterilization of degenerates and criminals considered from the standpoint of Genetics. The Eugenics review, April 1919.

Ergänzender Literaturnachweis,
zugleich Namenregister.

In diesem sind sämtliche bei den einzelnen Kapiteln angeführte Schriften nach den Autoren geordnet. Es soll dadurch einerseits ein Überblick über die Arbeiten der einzelnen Autoren, andererseits eine Auffindung des vollen Titels und des Druckortes der wiederholt zitierten Arbeiten ermöglicht werden. Das Verzeichnis gibt also nicht sämtliche Stellen an, an denen eine Arbeit oder ein Autor zitiert ist, sondern bildet nur einen Wegweiser für die Auffindung der ausführlichen Zitate.

Die erste (fett gedruckte) Zahl gibt das Erscheinungsjahr der Arbeit, die zweite die Seitenzahl des vorliegenden Buches an.

Abderhalden, Lehrb. *27*; **1915**, 307.
Ackermann **1898**, *205*.
Adametz **1905**, *234*; **1914**, *232*.
Adler 307.
Agar **1911**, **1912**, 365; **1914**, *278*.
Albrecht 39.
Allen, B. M. **1906**, **1907**, 55.
—, Ch. E. *382*.
—, G. M. *232*.
Amma 61.
Arkell u. Davenport *229*.
Armbruster 383.
—, Nachtsheim u. Römer *412*.
Artom **1906**, *92*; **1920**, 365.
Auerbach 65.

Babák 153.
Baehr, v. **1909**, 396; **1912**, 358.
Ballowitz **1888**, 70; **1895**, 65; **1910**, 76.
Bally 376.
Baltzer, Strong. **1909**, 350; Ech. Bast. **1910**, 76; Idiochr. **1913**, 370; Bonell. **1914**, *259*; Bast. **1917**, *205*.
Bancroft *202*.
Banta **1918**, *421*.
Bary, de **38**.
Bataillon 76, 347.
Bateson, Materials **1894**, 16; Comp. char. **1902**, *245*; **1903**, *239*; Addr. **1904**, *245*; Mend. Princ. **1909**, **1913**, *232*.
— und Saunders **1902**, *232*.
—, Saunders, Punnett, Hurst u. a. **1905**, **1906**, **1908**, **1909**, *245*.
Bateson und Punnett **1905**, *412*; **1911**, *270*.
— und Pellew *402*.
Bauer, Jul. 139.
Baur, Antirrh. **1907**, *232*; Erg. Ver. **1908**, 195; Pelarg. **1909**, 178; Pfropfb. **1909**, **1910**, 178; Antirrh. **1910**, **1912**, *245*; Einf. Ver. **1911**, **1914**, *232*; Dom. Stör. **1918**, 397.
Becher **1909**, 192; **1912**, 143.
Bechhold **1912**, *27*.
Benda *126*.
Berenberg-Goßler, v. 55.
Berghs 365.
Bierens de Haan *295*.
Biffen *231*.
Bitter 4.
Blackman 73.
— und Fraser 73.
Blaringham 160.
Bloch 301.
— und Rynier 301.
Blumenbach **1791**, 195; **1795**, 16.
Boas 167.
Börner *257*.
Bond 329.
Bonhote und Smalley *231*.
Bonnet, K. **1775**, 195.
—, R. *142*.
Bonnevie, Chromos. **1908—1911**, 365; **1913**, 350; Zwill. **1919**, *324*; Polyd. **1919**, 334.
Borgert 47.

Boring 381.
Bos, Ritzema 142.
Boveri, Diff. Zellk. **1887**, 61; Zell.-St. I, **1887**, 61, II, **1888**, III, **1890**, IV, **1901**, 48; Befr. **1892**, 61; Kernlose Seeigeleier **1895**, 130; Entw. Asc. **1899**, 61; Polarität **1901**, 130; Mehrpol. Mit. **1902**, 350; Probl. Befrucht. **1902**, 76; Einfluß Samenz. **1903**, 131; Erg. Konst. **1904**, 48; Zell.-St. V, **1905**, VI, **1907**, 48; Blast. Asc. **1909**, 350; Geschl. Nem. **1909**, 396; Pot. Blast. **1910**, 61; Herm. **1911**, 396; Fehl. **1918**, 131.
Bowater *225*.
Braun 95.
Braus 148.
Breßlau 43.
Bridges **1913**, **1916**, 397.
Brown-Séquard *162*.
Bruce 418.
Brücke *27*.
Brüel *27*.
Buchner **1910**, 388; Sag. **1910**, 61; **1911**, **1912**, 138.
Buder 175.
Bürger *322*.
Bütschli **1885**, 106; **1892**, *27*.
Bugnion *260*.
Bunsow *224*.
Burdach 16.
Burgeff *232*.
Burian *27*.

Calkins **1911**, 117, 130.
— und Cull 103.
— und Gregory 181.
Cannon **1902**, 376; **1903**, 374.
Carnoy 87.
Carter 100.
Castle, Her. sex. **1903**, *260*; Her. coat char. **1905**, *232*; Rec. disc. **1905**, 372; Yell. mice **1906**, *224*; Revers. **1907**, *245*; Col. Rabb. **1907**, *245*; Col. Guin.-Pig **1908**, *246*; Inh. Rabb. **1909**, *246*; Probl. Eug. **1912**, *423*; Un.-char. **1912**, *290*; Size **1914**, *246*; Gen. Eug. **1916**, *424*; **1919**, 395.
— und Allen **1903**, *232*; Sex-her. **1909**, *260*.
— und Hadley *287*.
— und Little **1909**, *246*; **1910**, *224*.
— und Philipps **1909**, **1911**, 178; **1914**, *290*.
—, Walter, Mullenix und Cobb *246*.
— und Wright *242*.
Chamberlain **1905**, 106.
Chambers 95.
Chapeaurouge, de 17.
Child 48.
Christman 73.
Claussen 73.
Cohnheim *27*.
Cole *232*.
Conklin, Karyok. **1902**, 404; Crepid. **1902**, 76; Inv. symm. **1903**, *302*; Ascid. **1905**, 105, 131; Mech. her. **1908**, 117; Centrif. **1910**, 131; Cell. size **1912**, 404; Cell. bas. **1914**, 411.
Correns, Xenien **1899**, 178; Mend. Reg. **1900**, *232*; Levk. **1900**, *232*; Erg. **1901**, *232*; Bast. Zea **1901**, 178; Bast. Mais **1901**, *232*; Erg. Bast. **1901**, *232*; Modus d. Spalt. **1902**, 407; Ausn. **1902**, *270*; Mirab. **1902**, *246*; **1908** bis **1909**, *230*; Hyosc. **1904**, *231*; Mendels Briefe **1905**, *232*; Anom. Sippen **1905**, *420*; Gynod. **1905**, 199; Vererb. Ges. **1905**, *233*; Bast. Geschl. **1907**, *260*; Kern u. Pl. **1909**, 131; Überg. homozyg. Zust. **1910**, *290*; Zwitter **1912**, *412*; Neue Ver.-Ges. **1912**, *233*; Selbststr. **1912**, *27*; Sordago **1915**, *233*; Distel **1916**, *260*; Verschieb. des Geschl. **1917**, **1918**, *270*; Capsella **1919**, *230*.
— und Goldschmidt **1913**, 396.
Cronau 19.
Crzellitzer 17, 325.
Cuénot, Dét. sexe **1899**, *258*; Hér. pigm. sour. **1903—1907**, *233*.

Darbishire **1902**, **1904**, *233*; **1905**, **1906**, 15; Peas **1908**, *230*.
Darwin **1868**, 16.
Davenport, Evol. **1905**, *290*; Inh. Poultry **1906**, *232*; Dom. **1908**, *329*; Inh. Fowl **1910**, *232*; Skin **1913**, *329*; Stature **1917**, *329*; Race interm. **1917**, *423*; Mehrl. **1919**, *324*.
—, Gertr. und Ch. B. **1907**, **1908**, **1910**, *329*.
Davies **1908** (nicht **1890**!), 61.
Dehorne 73.
Delage, Ét. exp. **1899—1908**, 76; **1901**, 350; Hér. **1903**, *258*; Ref. **1912**, 76.
Della Valle **1907**, 88; **1909**, 96; **1911**, 350.
Demoll **1910**, 131; **1912**, 370.
Detto 139.
Digby **1909**, 188; **1914**, **1919**, 365.
Distaso 102.

Dobell **1907**, 102; **1911**, 346.
Doncaster **1904**, 260; **1908**, 260; **1911**, 203; **1912**, 233.
Driesch, Bast. Ech. **1898**, 131; Lokal. **1899**, 131; Org. Reg. **1901**, 195; Referate **1898—1907**, 195; Entw. Phys. **1905**, **1909**, 349; Phys. Form **1906**, 38.
Drinkwater 334.
Droogleever-Fortuijn 229.
Du Bois-Reymond 148.
Dürken 162.
Dürst 143.
Duesberg 92.
Düsing 260.
Duncker 16.
Durham **1908**, 246; **1911**, 270.
— und Marryat **1908**, 254.

East, Pot. **1909—1910**, 285; Mend. Interpr. **1910**, 246; Rôle sel. **1910**, 290; Mend. not. **1912**, 246; **1920**, 286.
— und Hayes, Inh. Maize **1911**, 233; Heterozyg. **1912**, 424.
Ebstein 308.
— und Günther 340.
Edwards 381.
Ehrlich, Imm. **1892**, 139; Partialfunkt. **1909**, 27; Tryp. **1909**, 168.
Eichwald 301.
Eimer 149.
Ekman 168.
Emerson **1911**, 424; **1914**, **1915**, 219; **1916**, 265.
Erdmann 35.
Ernst 91.
Ewing 278.

Fairchild 100.
Farmer 97.
— und Digby 204.
— und Moore 365.
—, Moore und Walker 88.
— und Williams 101.
Federley **1913**, **1914**, 205; **1914—1915**, **1915—1916**, 376; **1919**, 382.
Feis 6.
Fehlinger 322, 324.
Felix und Bühler 61.
Ferguson 73.
Fick, Ax. **1893**, 76; Chrom. **1905**, 131; Vererb. **1907**, 27 u. 350.
Fischer, A. 27.
—, E. (Zür.) 162.
—, E. (Freib.) 329.
—, H. 162.
Fishberg 324.
Flemming, Beitr. I, **1879**, III, **1882**, 49; Zellsubst. **1882**, 38; Neue Beitr. **1887**, 88; Leuk. **1891**, 49; Zelle **1892**, 49.
Focke 178.
Foot und Strobell 48.
Fränkel 161.
Frédéric 331.
Frets 324.
Frisch, v. 153.
Frölich 17.
Fruwirth **1909**, 285; **1909—1910**, 424; **1911**, 290.

Gage 138.
Galippe 6.
Gallesio 171.
Galton, Her. Gen. **1869**, 6, 17 (deutsch); Theory Her. **1875**, 111; Nat. Inh. **1889**, 17; Av. Contr. **1897**, 17.
Gates **1909**, 204, 302; **1910**, 358 u. 402; **1911**, 365; **1912**, 90; **1913**, 302.
— und Thomson 83.
Gaupp 189.
Geddes und Thomson 389.
Geerts 275.
Gelei 364.
Gerassimoff 295.
Gerschler **1914**, 300; **1915**, 225.
Ghigi 199.
Giardina 405.
Giglio-Tos **1900—1910**, 27.
— und Granata 120.
Godlewski, Bast. **1906**, 131; Plasma u. Kernsubst. **1908**, 39; Vererb. **1909**, 8; Entw. Erreg. **1911**, 76.
Goldschmidt, Chromidien **1904**, 188; Einf. Ver. **1911**, **1920**, 17; Schmett. **1912**, 260; Enten **1913**, 172; Cross. ov. **1917**, 397; Quant. Grundl. **1920**, 260; Intersex. **1920**, 260.
Gortner 302.
Goß 207.
Granata **1909**, **1913**, 383; **1910**, 358.
Grassi 259.
Grégoire, Cin. Mat. **1905**, **1910**, 365; Gem. hét. **1907**, 365.
— und Wygaerts **1903**, 49.
Gregory **1903**, 230; **1909**, 294; **1911**, 246.
Groß, J. **1904**, 365; **1906**, 229; **1911**, 290.
—, R. 39.
Gruber, A. 39.
—, M., und Rüdin 17.
Guaita, v. 243.
Gudernatsch 307.

Guignard 374.
Gulick 381.
Gurwitsch 39.
Gutherz **1906**, 396; **1912**, 382; **1920**, 306.
Guthrie 178.
Guyer **1900**, 204; Hybr. birds **1909**, 199; Chrom. Theory **1909**, 123; Acc. chr. **1910**, 92; Nucl. **1911**, 411.

Haacke **1895**, 236; **1909**, 207.
Haberlandt **1887**, 39; **1904**, 38.
Haeckel 16.
Haecker, R. 328.
—, V., Heterotyp. Teil **1892**, 88; Aequ. **1892**, 92; Vorstad. **1895**, 49; Selbständ. **1896**, 77; Keimbahn **1897**, 61; Übereinst. **1897**, 106; Vorb. Teil. **1898**, 106; Prax. u. Th. **1899**, 27; Reif. **1899**, 106; Amit. **1900**, 88; Schicks. **1902**, 77; Bast. u. Geschl. **1904**, 290; Neub. **1904**, 82; Chrom. Ver. **1907**, 39; Wandtaf. **1907**, 233; Axol. **1908**, 233; Leb. Subst. **1908**, 224; Tiefs.-Rad. **1908**, 30; Transvers. **1909**, 130; Rad. Var. **1909**, 290; Temp.-Ab. **1910**, 162; Erg. Ausbl. **1910**, 365; Habsb. **1911**, 6; Zeug. **1912**, 61; Gedächt. **1913**, 131; Eig. An. **1913**, 302; Wirbelt.-Zchn. **1916**, 302; Mannesst. **1917**, 329; Ver.-Reg. **1917**, 316; Phän. **1918**, 196; Völk. **1918**, 329; Med. Form. **1918**, 340; Regelm. **1918**, 340; Extr. Eig. **1919**, 316; Weit. Zush. **1920**, 316.
— und Kuttner 270.
—, W. **1907**, 1.
Hagedoorn **1911**, 273; **1912**, 246.
Haller, v. **1757—1766**, 196.
Hamburger 103.
Hanel 278.
Hansemann, v. **1903**, 82; **1913**, 154.
Harms 178.
Harris **1911**, 290; **1916**, 422; **1918**, 422.
— und Blakeslee 422.
Hart **1917**, **1918**, 307; **1918**, 340; **1920**, 154; Konst. u. endokr. S. 340.
Hartmann **1903**, 61; **1912**, 412; **1914**, 106; **1918**, 412.
— und Nägler 73.
— u. Whitmore 76.
Hase 278.
Hasebroek 168.
Hasper 61.
Hauschild 329.
Hayes 420.
Hegner 61.
Heidenhain, M. 27.
Heider **1900**, 131; **1906**, 377.
Held 77.
Henking 396.
Henle 25.
Henseler 223.
Herbst, Ver. **1906—1912**, 31; Entw.-Mech. **1912**, 31; Sal. **1919**, 153.
Heribert-Nilsson, Oen. **1912**, **1915**, 290; Salix **1918**, 200; Zuwachs **1920**, 270.
Hering 149.
Herla 350.
Hertwig, G. **1912**, 74; Parth. **1913**, 295; Kreuz. Amph. **1918**, 205.
—, G. u. P., Männl. Keimz. **1913**, 75; Kreuz. **1914**, 205.
—, O., Befr. **1875**, 75; Isotr. **1885**, 131; Nemat. **1890**, 62; Zelle **1893** bis **1898**, 111; Zeitfrag. **1894**, 131; Allg. Biol. **1909**, 27; Kernfrag. **1909**, 131; Radium **1911**, 131; Disk. Idiopl. **1912**, 77; Chem. Eingr. **1913**, 169; Geneal. **1916**, 17; Werd. Org. **1916**, 139.
— O. und R. **1886**, 205.
— Paula **1911**, 74; Rhabd. **1920**, 381; Parth. **1920**, 396.
—, R., Actinosph. **1898**, 106; Fortpfl. **1899**, 61; **1902**, 188; Wechselverh. **1903**, 39; Korrel. **1903**, 39; Phys. Degen. **1904**, 82; Sex. Diff. **1905**, 261; Weit. Unt. Sex. **1906**, 261; Neue Probl. **1908**, 39; Sex. Prbl. **1912**, 261.
Heymans und Wiersma 6.
Hickl 305.
Hildebrand 407.
Hildén 329.
Himmelbaur 204.
His 149.
Hofacker 16.
Hofer 39.
Hofmeister 27.
Holdefleiß 172.
Honing 275.
Huppert 27.
Hurst **1905**, 233; **1906**, 224; **1908**, 329.

Iwanoff 202.

Jäger, G. 111.
Janssens 365.
— und Dumez **1903**, 344.
Janssonius und Moll 175.
Jarvis 55.

Jennings, Her. Prot. **1908**, 117; Conj. **1910**, 181; Correl. **1911**, 422; Eff. Conj. **1913**, 189; Diffl. **1916**, 290; Dispr. **1918**, 397.
Joergensen **1908**, 42; **1910**, 42; **1913**, 188.
Johannsen, Erbl. Pop. **1903**, 290; Elem. **1913**, 17; Gen. Conc. **1911**, 290.
Jollos **1913**, 169, 181; **1914**, 169.
Jones 424.
Jordan 325.
Josefovici 6.
Juel 97.

Kahle 55.
Kaiser 92.
Kajanus **1912**, 290; **1914**, 246.
Kammerer **1907**, **1909**, **1913**, 162.
Kanitz 27.
Kappert 230.
Karsten 101.
Kassowitz 27.
Kautzsch 54.
Keeble 294.
— und Pellew 418.
Keller 413.
Keysselitz 102.
Kihara 94.
King **1905**, 87; **1907**, 358, **1916**, 417.
Klatt **1910**, **1911**, 227; **1919**, 178.
Klebahn **1888**, 73; **1890**, **1896**, 101.
Klebs **1894**, 260; **1896**, 169; **1909**, 162; **1916**, 169.
Knoche 48.
Koehler 122.
Kölreuter **1761**, 205.
Koltzoff 65.
Kornhauser 95.
Korschelt **1891**, 39; **1895**, 358; **1907**, 196.
— und Heider, Lehrbuch **1902** bis **1910**, 61.
Kossel 27.
Kostanecki und Wierzejski 77.
Krämer 146.
Kraus 38.
Kries, v. 335.
Krimmel 90.
Kronacher 17.
Krüger 95.
Kruimel 316.
Kuhn-Kelly 148.
Kupelwieser 77.
Kurssanow 101.
Kuschakewitsch 65.
Kuwada 377.

Laibach 345.
Lams 69.
Lang, Lehrb. **1901**, 77; Bast. Helix **1908**, 233; Vererb. **1909**, 233; Ohr. **1910**, 291; Hunde **1910**, 233; Ref. **1910**, 246; Fortges. Stud. **1911**, 233; Misc. **1912**, 233; Exp. Ver. **1914**, 17.
Lange 180.
Lashley 278.
Leche 145.
Lehmann **1911**, 282; **1912**, 197; **1913**, 286; **1919**, 291.
Lenhossék **1903**, 261.
Lenz 169.
Lepeschkin **1910**, 92; **1911**, 27.
Lillie, F. R. **1906**, 370; **1907**, 390; **1911—1913**, 77.
Little **1911**, 246; **1920**, 254.
Lloyd-Jones 302.
— und Evvard 224.
Loeb, Künstl. Parth. **1899—1906**, 77; Fert. **1903**, 202; Furth. Exp. **1904**, 202; Vorl. **1906**, 39.
— und Bancroft 166.
Löwenthal 100.
Lorenz 6.
Lossen 340.
Lotsy **1905**, 106; **1913**, 291; **1914**, 286.
Lubosch 365.
Lucas 16.
Lundborg 340.
Lundegård **1902**, 49; **1910**, 131; **1912**, 345.
Luschan, v. 327.

Mac Curdy und Castle 233.
Mac Dowell 246.
Macfarlane 175.
Maciesza und Wrzosek 160.
Magnus 177.
Malan 358.
Malsen, v. 387.
Marcus 64.
Maréchal **1904**, 42; **1907**, 365.
Mark und Copeland **1906**, **1907**, 383.
Martin 329.
Martius **1905**, 139; **1914**, 17.
Matscheck 62.
Mayer, A. 64.
Mc Clung **1902**, 88 u 396; **1905**, 96.
Meijere, de 261.
Meirowsky, **1908**, 325; **1919**, 340.
Mendel, Vers. **1866**, 233; Hierac. **1870**, 233; Abh. **1901**, 233; Briefe an Näg. **1905**, 232 (s. Correns).
Merzbacher **1909**, 340.

Metcalf 374.
Metz **1916**, 397; **1920**, 395.
Meves, Meerschw. **1899**, *62*; Pros. **1902**, 65; Honigb. **1903**, 383 u. **1907**, 396; Chondr. **1908—1915**, 131; Asc. **1911**, 87; Mittelst. **1912**, 77.
Meyer, A. *27*.
Middleton *289*.
Miescher **1878**, *27*; **1897**, 196.
Millardet *204*.
Moenkhaus 344.
Molz *231*.
Montgomery, Perip. **1900**, *62*; Metaz. **1901**, 49; Hemipt. **1906**, 88; Asc. **1908**, 87; Sex. det. **1910**, 396; Sperm. Euch. **1911**, *62*; Mitoch. **1912**, 60.
Moore, A. C. 97.
— J. E. S. 356.
— und Arnold *92*.
Morgan, Reg. **1901**, 196; Pur. germ cells **1905**, 377; Exp. Zool. **1907**, 390, Phyll. **1909**, **1912**, 396; Exp. Zool. Übers. **1909**, *206*; Exp. Rats **1909**, *224*; Fem. frog **1911**, *261*; Sexlim. inh. **1911**, *261*; Sex. lim. Dr. **1910**, 397; Sex lim. inh. **1911**, *261*; Mice **1911**, *233*; Const. chr. **1911**, 396; Eye col. **1911**, **1912**, 397; Her. a. sex **1913**, *261*; Her. mater. **1915**, 397.
— und Bridges 397.
— Sturtevant, Muller und Bridges 397.
— und Lyon 131.
Morrill 396.
Müller, Cl. 87.
Muller 397.
Mulsow **1911**, 105; **1912**, *82*.

Nachtsheim, Apis 1913, 383; Din. **1919**, *261*; Dros. **1919**, 397; Cross. ov. **1920**, 397.
Nägeli 131.
Nathusius, H. v. 143.
—, S. v. *203*.
Natur und Staat 6.
Naumann *202*.
Nawaschim 83.
Neubaur 94.
Newman *202*.
Nilsson-Ehle, Kreuz. **1908**, **1909**, **1911**, *246*; Hemm. **1911**, *246*; **1914**, *291*; Wegf. Farbenf. **1911**, *246*; Winterf. **1912**, *208*; Heterod. **1920**, *231*.
Noll 178.
Noorduyn *254*.
Nußbaum 39.

Oettingen, v. 146.
Oettinger *62*.
Onslow *302*.
Oppermann 74.
Orchansky 17.
Orth 139.
Ostenfeld *286*.
Otte *62*.

Pascher *412*.
Payne 388.
Pearl, Biom. man **1906**, 17; Biom. id. **1911**, 17; Blood. l. **1911**, *424*; Gen. breed. **1913**, 413; Mod. res. **1915**, *424*; Steril. **1919**, *424*.
— und Surface **1909**, *291*; **1910**, **1911**, *261*.
Pearson **1900**, **1903**, **1904**, 17; **1910**, *291*.
—, Nettleship und Usher 340.
Pernitzsch *302*.
Peters 6.
Pflüger 149.
Pictet **1905**, *162*; **1910**, **1911**, 159.
Plate, Var. **1907**, *291*; Selekt. **1908**, 139; Erbf. Mus **1910**, *233*; Ver. u. Desc. **1910**, *233*; Gyneph. **1911**, 340; Ver. **1913**, 17.
Poll **1908**, **1910**, **1911**, *206*; **1914**, *329*.
— und Tiefensee *206*.
Prandtl 103.
Prowazek 405.
Przibram **1909**, 167; **1910**, *233*.
Punnett s. Bateson.
— und Bailey *265*.
Pusch-Hansen *424*.

Quincke *27*.

Rabl **1885**, 350; **1906**, 131.
Rasmuson *230*.
Rauber 38.
Raunkiär **196**.
Renner **1914—1915**, *291*.
Report Ev. Comm. s. Bateson.
Retzius 77.
Reuter **1907**, *257*; **1909**, *42*.
Rhode 30.
Rhumbler **1909**, *273*; **1914**, *27*.
Ribbert 139.
Ribot 6.
Riddle, Mel. **1909**, *246*; Sudan **1910**, 138; Det. sex **1914**, *261*; **1916**, 390; Contr. sex **1917**, 396.
Ridgeway *283*.
Rignano **1907**, 148 (s. Berichtig.).
Ritzema Bos *142*.

Rörig 247.
Romeis 64.
Rosenberg, Indiv. **1904**, 350; Tetr. Dros. **1904**, 377; Ruhek. **1909**, 350; Dros. **1909**, 401; Hier. **1917**, 377; Crepis **1918**, 350.
Roux, Kampf d. Teil. **1881**, 189; Kernt. **1883**, 49; Funkt. Anp. **1883**, 27; Einl. **1885**, 132; Ziele u. Wege **1892**, 27; Ges. Abh. **1895**, 132; Vererb. **1911**, 139.
Rubaschkin 55.
Rubbrecht 6.
Rückert, Kop. **1894**, 88; Chr. Red. **1894**, 366; Selbständ. **1895**, 77; Polysp. **1910**, 77.
Ruhland 27.
Ruzicka 49.

Sachs 38.
Sakamura **1918**, 94; **1920**, 366.
Salaman 329.
Saunders 230.
Schaffner 87.
Schallmayer **1914**, **1920**, 424.
Schapitz 55.
Schaudinn, Actin. **1896**, 102; Bakt. **1902**, 346; Tryp. **1904**, 138.
Schaxel **1910**, 124; **1911**, 188; **1917**, 30.
Schellenberg 358.
Schenck 38.
Schleiden 38.
Schleip **1906**, 364; **1908**, 396; **1909**, 96; **1911**, 396; **1912**, 88.
Schmidt, Joh. 392.
Schneider, K. C. 346.
Schreiner, A. u. K. E. 366.
Schröder, Chr. 159.
—, O. 43.
Schuberg 117.
Schultze, O. 261.
Schwann 38.
Secerow 153.
Seiler **1914**, **1920**, 396.
Selenka 65.
Semon **1911**, **1912**, 149; **1913**, 145.
Seton 207.
Shearer, de Morgan und Fuchs 122.
Shull, A. F. **1911**, 278; **1912**, 418.
—, G. H., Mend. rat. **1908**, 424; Genot. Maize **1911**, 424; Genot. dones **1912**, 291.
Siebold, v. 65.
Siedlecki 102.
Siemens 166.
Simroth 166.
Sitowsky 138.
Sluiter 300.
Smith, G. **1906**, **1910**, **1911**, 248; **1912**, 204.
Sollas 246.
Sommer, G. 6.
—, R. 17.
Spemann **1903**, 194; **1907**, 143.
Spencer, H. **1864—1866**, 27; **1876**, **1893**, **1894**, 149.
Sperck 328.
Spillman **1906**, 228; **1909**, 261.
Spiro 27.
Standfuß, Handb. **1896**, 162; Temp. Hybr. **1899**, 162; 30jähr. Exp. **1905**, 162; Chaer. Elp. **1910**, 233; Alt. Ver. **1910**, 233; **1914**, 225.
Staples-Browne 233.
Steinach **1910**, **1912**, **1913**, 261.
Stevens **1905**, 396.
Stieve **1913**, 345; **1918**, 154; **1920**, 358.
Stockard 161.
Stomps, Oen. **1911**, 42; **1912**, **1916**, **1919**, 302; Ribes **1917**, 285.
Stout 289.
Strasburger, Befr. Phan. **1884**, 106; Redukt. **1894**, 106; Fuc. **1897**, 101; Diöz. Pfl. **1900**, 261; Dopp. Befr. **1900**, 132; Riviera **1904**, 178; Allotyp. Kernt. **1905**, 88; Grundl. Ver. **1905**, 106; Ind. Chr. **1907**, 178; Chrom., Plasmastr. **1908**, 96; Pfropfb. **1909**, 178; Best. Geschl. **1909**, 401; Chrom. Zahl **1910**, 96; Geschl. Urs. **1910**, 401.
—, Allen, Miyake und Overton 366.
Strebel 421.
Strohmayer **1907**, 416; **1911—1912**, 6; **1912**, 17.
Strong 254.
Sturtevant **1912**, 224, 254; **1913**, **1915**, 397.
Sutton **1902**, 88; **1904**, 377.
Swellengrebel 346.

Tammes **1905**, 291; **1911**, 233.
Tanaka 225.
Tandler 139.
— und Groß 261.
Tedin 212.
Tellyesnitzky 39.
Tennent 122.
Theilhaber 338.
Thomson 17.
Thury 261.
Tischler, Rib. **1906**, 374; Ster. Bast. **1907**, **1908**, 206; Chrom. **1915**, 96; Phragm. **1919**, 294; Erbsubst. **1920**, 132.

Tobias 13.
Toenniessen **1914**, 169; **1919**, 340.
Toenniges 57.
Toldt 302, 328.
Tower 169.
Toyama 225.
Trinci 366.
Tröndle 101.
Trow 397.
Tschermak, A. v. **1912**, 179.
—, E. v., Pis. **1900**, 234; Krypt. **1903**, 246; Weit. Kreuz. **1904**, 234; Bast. Levk. **1912**, 246; **1914**, 199.

Ubisch, v. 397.

Van Beneden, E. 48.
— und Neyt 48.
Van der Stricht **1897**, 49; **1898**, 77; **1902**, 69.
Vejdovski **1907**, 49; **1913**, 350.
— und Mrázek **1903**, 339.
Verworn 39.
Vilmorin und Bateson 267.
Vöchting 196.
Vom Rath **1891**, 49; **1892**, 366; **1893**, 96; **1895**, 95.
Vries, de, Intrac. Pang. **1889**, 27; Loi Disj. **1900**, 232; Spalt. Bast. **1900**, 234; Mutat. I, **1901**, 291; Befr. und Bast. **1903**, 377; Mutat. II, **1903**, 179; Mut. Bast. **1903**, 234; Twin hybr. **1907**, 291; Oe. Hook. **1908**, 275; Doppeltrec. Bast. **1911**, 206; Grupp. Artb. **1913**, 291; Sam. Oen. **1916**, 291; Halbmut. **1917**, 291; Oe. grand. **1918**, 275.

Wagner, R. 16.
Waldeyer 61.
Wallengren 117.
Walther **1912**, 234; **1913**, 224.
Wassermann 42.
Weidenreich 325.
Weinberg **1907**, 17; **1909**, **1912**, **1913**, 329.
Weismann, Daphn. **1879**, 63; Vererb. **1883**, 113; Kont. Keimpl. **1885**, 117; Rückschritt **1886**, 149; Sex. Fortpfl. **1886**, 189; Zahl d. Richt. **1887**, 189; Bot. Bew. **1888**, 139; Verletz. **1889**, 139; Amphimixis **1891**, 189; Aufs. **1892**, 111; Keimplasma **1892**, 27; Allm. Naturz. **1893**, 149; Äuß. Einfl. **1894**, 169; Neue Gedank. **1895**, 149; Sais. Dim. **1895**, 162; Germ. **1896**, 189; Mneme **1900**, 149; Vortr. **1904**, 149.
Wentworth 224.
Wheldale 246.
White **1916—1920**, 230.
Whitman 38.
Wichler 234.
Wieman 92.
Williams 100.
Wilson, E. B., Exp. Stud. **1894**, 132; Cell **1900**, 38; **1903**, 373; Stud. Chr. I—VII, **1905—1911**, 396; **1906**, 269; Det. sex **1909**, 396; Sex chr. **1911**, 396; Micr. res. **1913**, 396.
— und Matthews 77.
—, J. 224.
Winge **1917**, 96; **1919**, 371; **1920**, 224.
Winiwarter, v. **1900**, 366; **1912**, 92.
— und Sainmont 49.
Winkler, Pfropfb. **1907—1913**, 178; Parth. Apog. **1908**, 96; Chrom. **1916**, 179.
Wisselingh, van 295.
Witschi 385.
Wolff **1764**, **1774**, 196.
Woltereck, Artveränd. **1909**, 291; Erw. Eig. **1911**, 162; Schwebe-F. **1913**, 162; Var. Artb. **1919**, 291.
Wood 234.
Woodruff 181.
Wright 302.

Yule 17.

Zacharias, E. 27.
Ziegler, E. 149.
—, H. E., Amit. Kernt. **1891**, 49; Instinkt **1904** u. **1920**, 149; Ver. Biol. **1905**, 377; Chrom. **1906**, 377; Streitfr. **1910**, 165; Vererb. **1918**, 234.
— und Vom Rath 49.
Ziehen, Leitf. 9; **1912**, 339.
Zweiger 89.

Sachregister.

Bemerkung. Die Namen von Autoren haben in diesem Register nur insoweit Aufnahme gefunden, als sie zur kurzen Kennzeichnung bestimmter Theorien und Hypothesen, Regeln und Experimente dienen und in dieser Verbindung in der Literatur zitiert zu werden pflegen (z. B. Altmanns Granulalehre, Brown-Séquards Versuche, Mendels Regeln).

Aal 259.
Aalstrich 300.
Abänderungen, äquikausale 138; blastogene 135, 165, 284; destrukt. 141; diskontin. (sprungweise) 274, 282 ff. (s. auch Mutationen); einseit. 140; exoblastog. 141, 159, 163; funktionelle 143; kontin. (flukt., indiv.) 274, 282 ff.; merist., numerische 11; psych. (mnem.) 146; somatogene 135, 140, 165, 284
Abraxas, Temp.-Vers. 151; Geschl. 252, 255.
Abzeichen 222, 305.
Accessorisches Chromosom 378.
Achondroplasie 332.
Achromatin 31; A.-Hypothese 42, 123, 345.
Achromatische Figur (achr. Apparat) 43, 45 (Fig. 20), 60, 98.
Acidophilie 22.
Addisonsche Krankheit 339.
Adelea 102 (Fig. 67), 105 (Fig. 71).
Aegilops 199, 344, 375.
Äquationsteilung 183, 410.
Äquatorialplatte 40, 44.
Ätherisierte Zellen 80.
Affinität, sexuelle 202.
Agamogonie 50.
Aglia tau 225 ff. (Fig. 100), 266, 293.
Aguti 237; A.-Faktor 237, 242.
Ahnenplasmen 183.
Ahnentafel 14.
Ahnenverlust 15.
Akkumulationen 167.
Akromelanismus 221.
Aktivitätshypertrophie 143.
Albinismus 221, 237, 241, 311, 312; Partieller A. 222, 312, 314; A. b. Menschen 331, 336; b. Getreide 230; Chemismus 301, 304.
Albinoidismus 221, 296, 312.
Alkaptonurie 334.
Alkoholismus 161.
Allelomorphe 208; multiple A. 237, 265, 279, 320, 416.
Allotypische Teilungen 81.
Alpensalamander 115.
Altaivölker 324.
Alternierende (alternative) Vererbung 211.
Altmanns Granulalehre 19.
Alveolarstruktur 19, 345.
Alytes 156, 286.
Amblystoma, Farbenrassen 296 (Fig. 116); Bastarde 209, 210 (Fig. 91), 212; Scheckung 266; Streifung 298 f., 305; Wachstum 307.
Ameisen 145.
Amherstfasan 201.
Aminosäuren 22; A. diathesen 334.
Amitose 46.
Amoeba, Teilung 112; A. diploidea 73, 103 (Fig. 70).
Amphigonie 50.
Amphikaryon 71.
Amphimixis 180.
Anaphasen 41.
Angiospermen, Befr. 75.
Angiostomum 381, 385.
Angoracharakter, Angorismus 226, 239, 271, 307, 311.
Anlagen 4, 108, 118; erworbene A. 133, 149, 159; Neukombination 181, 185, 419; Spaltung, Zeit d. 400, 411; Sp. ohne Redukt. 407.
Anpassungen, koadaptative (harmon.) 282.

Antagonisten 208, 237.
Antheridium 99.
Antherozoide 75.
Antipodenzellen 75.
Antirrhinum 230, 232, 244, 269, 314.
An- und Abwesenheitshypothese 236.
Apfel, Xenien 171, 175, 176.
Aphis, reine Linien 278; Samenbild. 382 ff. (Fig. 139), 389, 407.
Apis s. Honigbiene.
Apogamie 91 (auch Anm. 5), 376.
Apyren 65, 406.
Araucaria 193.
Archegonium 99.
Architektonik des Plasmas 25, 119.
Archoplasma 43.
Arctia 151.
Arrhenosyngam 258, 384.
Artbastarde 199, 203.
Artbild 274, 284.
Artemia 92.
Artmerkmale 231, 310.
Artplasma 24, 129 f., 135, 334; Kontin. Abänd. 284.
Artzelle 24.
Ascaris megalocephala, Keimbahn, Diminution 51 f. (Fig. 26), 55, 187, 373, 383, 404; Samenbildung 58 (Fig. 31), 184 (Fig. 89); Samenzellen 64 (Fig. 35); Befruchtung 70 f. (Fig. 43), 121, 127; Dispermie 53; Zentrifug. 53; Heterotyp. Teilung 80 (Fig. 51); Varianten 89 f.; Bastardbefr. 343 (Fig. 122); Kern u. Pl. 411; Chromosomen 52, 89 ff., 183, 342 (Fig. 122), 352, 355, 381.
Ascidien 124, 194.
Aster 40, 44.
Atavismus 8, 275, 285, 368, 415; A. bei Amphibien 157; Kreuzungsat. 209, 241 ff., 415; Spontanat. 415; Physiol. und Phylogen. A. 415.
Attraktionssphäre 43.
Aurea-Form 230, 269.
Außenkörnchen 54, 404.
Autogamie 76, 102, 181.
Autonomie der Gonomeren 73, 104, 182.
Axolotl s. Amblystoma.

Bach, Familie 4.
Bärenbastarde 287.
Bakterien 168, 345, 357, 405.
Basidiobolus 100 (Fig. 65).
Basophilie 22.
Bastarde 198; Etymol. 198; Symbole 200; Abgeleitete, binäre usw. B. 200; Intermediäre, goncokline, patrokline, einseitige B. 201; Reziproke B. 129, 200, 252, 276; Doppeltreziproke B. 276; Konstante B. 199, 276, 414; Falsche B. 74, 204; Disharm. B. 203; Komplex-heterozygote B. 276; Fruchtbarkeit 203; Zytologie 344, 373.
Bastard-Endosperm 217.
Bastards 320.
Befruchtung 63, 120; Bedeutung 180; Künstliche B. 202; Selektive B. 249, 269.
Begattung 67.
Begonia 192.
Belastung 16.
Besamung 68.
Beschneidung 142.
Biogenesis 191.
Biogenetisches Grundgesetz 8.
Biometrik 9.
Biomoleküle 25; Teilung 26, 119 (Anm.), 158, 194.
Biophoren 25, 186.
Biotypen 277, 280.
Bizzarrien 171, 175.
Blastophthorie 160 f., 166.
Blattläuse s. Aphis.
Blaue Nager 238, 240.
Bleivergiftung 161.
Blendlinge 198.
Blood lines 416.
Blütenfarben 229, 293, 295.
Bluterkrankheit 335.
Blutmischung 10.
Bohnen, Samengewicht 12 f. (Fig. 5), 277, 281; Höhe 265, 271.
Bonellia 259.
Boveri, Vererbungsexperiment 121 (Fig. 74).
Brachydaktylie 332.
Brachystola 371 (Fig. 135).
Bravaissche Formel 421.
Brown-Séquards Versuche 160.
Bryonia 249.
Buchweizen, Wirkung 421.
Bukettstadium 357, 364.
Buntblättrigkeit s. Panaschierung.

Campanula 420.
Canthocamptus, Ovarium 56 (Fig. 30).
Caulerpa 29 (Fig. 11).
Centriol 43.
Centrosoma 43, 59, 63, 65, 70 f., 120.
Certation 269.
Chara 91, 180.
Chemische Vererbungslehre 190.

Chiasmatypie 360, 394.
Chimäre 173, 175.
Chironomus, Polzellen 51; Kern 346.
Chlamydomonas 399 f.
Chlorina-Form 230.
Cholesterin 23.
Chondriosomen 20, 60, 64.
Chorion 67.
Chromatin 31, 41, 344.
Chromatin-Nucleolen 33.
Chromidien 188.
Chromiolen 40, 373.
Chromogen 236, 301.
Chromomeren 40, 373.
Chromosomen 40 ff.; Spiralige Chr. 346; Morph. Verschiedenheit 86, 391; Individ. Versch. 183, 185; Qual. Versch. 347, 372; Zahlengesetz 89; Bivalenz 355; Abbau 95, 349, 373, 388; Chr. als Anlagenträger 123, 182, 293; Repulsion 203 f.; Konjugation 355, 368, 373; Kettenbildung 357; Chr. und Geschlecht 378; Stammesgesch. 349.
Chromosomengarnituren, doppelte 83 (Fig. 59), 370 (Fig. 135).
Chromosomenhypothesen d. Vererb. 367.
Chromosomenzahl 89.
Cirsium 251.
Citrus, Bizzarrien 171.
Cladoceren, Samenzellen 63 (Fig. 34); Wirkung der Umwelt 157; reine Linien 278; Parthenogenesis 180; Intersex. 390; Eibildung 406.
Coccidien 102, 105.
Coleus 289.
Crataegomespilus 170, 175.
Crepidula, Befr. 71; Linksw. 295.
Crepis 350, 365.
Crossing-over 394.
Cyclops s. Kopepoden.
Cynthia 124 (Fig. 76).
Cypris 180.
Cypselus 144.
Cystinurie 334.
Cytisus adami s. Laburnum.
Cytocentrum 43.
Cytogonie 50.
Cytophor 57.
Cytoplasma 31, 34, 43.

Daktyloskopie 323.
Daphnia s. Cladoceren.
Daumenschwielen 156, 286.
Defektrassen 224, 235.
Degenerationszeichen 357.
Dentalium 125 (Fig. 77).
Determinantenlehre 186, 190, 236.
Determinate 408.
Diabetes 423.
Diakinese 79, 98 (Fig. 63); Zahlengesetz der D. 351.
Dianthus 232, 314.
Diaptomus s. Kopepoden.
Diatomeen 101, 105, 405.
Dichromasie 335.
Difflugia 288 (Fig. 111).
Digametisch 381.
Dihybriden 216, 239, 370.
Dilute Farben 238, 304.
Diminution 51 ff., 373, 383.
Dinophilus 257, 260, 388, 406.
Diöcie 249 ff., 390.
Dioxyphenylalanin 301.
Diploide Zahl 90, 98, 352.
Diplosyngame Bestimmung 257.
Diplotänes Stadium 356, 362.
Dispermie 53, 69.
Disposition 137.
Ditetraden 353.
Dominanz 208, 316; Wechsel der D. 248, 263, 411; Feststellung der D. beim Menschen 317.
Dominanzregel 263.
Dopa 301.
Doppelbefruchtung 68; D. bei Lilien 75, 172.
Doppelfäden, -stäbchen 79, 98, 353.
Doppelknäuel 73, 374.
Doppelspindel 374 (Fig. 136).
Doppelte Sicherung 162.
Dotterhaut 65.
Dreizellenstadium 362.
Drosera, Bastarde 344, 375 (Fig. 137).
Drosophila Mut. 166, 391; Geschl. 252; Augenfarbe 319, 392; Chromos. 349, 391; Erbeinh. nach Morgan 391 ff.
Dyaden 358.
Dyaster 41, 44.
Dysnothi 203.
Dytiscus, Samenfäden 65; Eibildung 405 (Fig. 148).

Echiniden, Echinus s. Seeigel.
Echinodermen, Eizelle 32 (Fig. 13); Furch. 194.
Eibildung 57.
Eichenspinner 159.
Eihüllen 67.
Eimutterzellen 57.
Einzellige, Vererb. 112; Variab. 167.
Eiplasma 122 ff.

Eiweißstoffe 22.
Ektosomen 54.
Elementararten 275, 277.
Embryosack 75, 97, 99; E.-Mutterz. 97, 99.
Empfängnishügel 70.
Enchylema 20.
Encyrtus 259.
Endokrines (Blutdrüsen-) System 307, 339, 423.
Endosperm 75, 217, 219 (Anm. 2).
Energide 29.
Engramme 140, 148.
Entamoeba 76, 404.
Entdifferenzierung der Zellen 82; E. (Zurückdiff., Entspezialisierung) der Merkmale 157 f.
Ente, Kastr. 178; Bast. 204; Hod. 374.
Enzyme (Fermente) 23, 25 (Anm. 3), 157, 188, 239, 266, 273, 301, 309, 408.
Epigame Bestimmung 256, 259.
Epigenetiker 192.
Epistatische Faktoren 238.
Equiden-Kreuzungen, Pf. × Es. 200 u. Anm. 5; Es.-Zebr. 202 (Anm. 3); Pf.-E.-Z. 200; Pf.-Qu. 172.
Equisetum, Sporenb. 98 (Fig. 64).
Erbeinheiten 237; Bezieh. zu Eig. 271.
Erbformeln 236.
Erbgleiche Teilungen 188.
Erbgut 1.
Erblichkeit 1.
Erbse, Purpurfarbe 212 u. Anm. 1; Xenien 171, 176; Kreuzungen 207, 209, 212, 230, 243; E.-Typus 209; Rückschlag 285; Chromos. 376.
Erbungleiche Teilungen 187, 191, 194, 289, 402.
Erdbeerenbastarde 204 (Anm. 7).
Eskimos, blonde 327.
Eugenetik, Eugenik 9, 423.
Eumitotischer Modus 360.
Eupyren 67, 406.
Evolutionisten 191.
Extreme Stufen 307.

F_1-, F_2-Bastarde 208, 211.
Fagopyrismus 421.
Faktoren s. Erbeinheiten.
F.-Abstoßung (-Repulsion) 252, 253, 266; -Koppelung 266, 391; -Austausch 394.
Faktorenhypothese 235, 236.
Faltungstheorie 361.
Familientypus 319, 422.
Farbenblindheit 5, 14 (Fig. 6), 335.
Farne, Befr. 68; Sporenb. 98 (Fig. 63), 364.
Fasanenbastarde 199, 201, 203 (Anm. 2), 204, 287 (Fig. 110).
Feminierung 247.
Fermente s. Enzyme.
Feuerfalter 150, 164.
Feuersalamander s. Salamandra.
Filartheorie 19.
Fingerabdruckverfahren 9, 323.
Fingerbeerenmuster 323.
Finkenbastarde 201, 203 (Anm. 3), 204.
Fischbastarde 202, 204, 300, 313, 344.
Fledermäuse, Begatt. 68; Befr. 69 (Fig. 41), 71.
Fluktuierende Variabilität (Fluktuationen) s. Kontinuierliche V.
Formenketten 282.
Fortpflanzung 50.
Friedreichsche Krankheit 340.
Frischling 305.
Fucaceen 101.
Fuchs s. Vanessa.

Gabelpunkt, scheinb. 293.
Gallwespen, Parth. 180.
Galton, Vererbungsgesetze 9, 281.
Galtonsche Kurve 11.
Gameten 61, Reinheit 212, 216; Unreinheit 265.
Gametische Differenzierung 411.
Gametophyt 99.
Gamogonie 50.
Gartenschnecke 209, 224.
Gayalbastarde 203.
Gebrauch 143.
Geburtshelferkröte 156, 286.
Gedächtnis 148.
Geistige Eigenschaften 4.
Gekoppelte Merkm. 391.
Gemini 353, 362.
Gene 277.
Genealogie 13.
Generationswechsel 8, 99 f.
Genotypus, Genotypische Grundlage 272, 277; G. Unterschiede 280; G. Verschiebungen (kontinuierl. Veränd.) 280, 286, 289; G. Festigkeit 280.
Germinalselektion 187.
Gerste, Schartigkeit 281.
Geschlecht als mendelndes Merkmal 247.
Geschlechtsbegrenzte (-gebundene) Merkmale 252, 386, 391.
Geschlechtsbestimmung, Zeitpunkt 256; Chromos. und G. 378.
Geschlechtscharaktere, sekundäre 158, 178, 247, 386, 421.
Geschlechtschromosomen 378 ff.

Geschlechtsenzyme 295.
Geschlechtsverhältnis 259, 422.
Geschwistermethode 319.
Geschwülste 16, 338; Teilungen 80 (Fig. 53).
Gesetze, biolog. 8.
Giardinascher Ring 405.
Gingko 75.
Glanzkörper 64, 77.
Glycylalanin 22.
Gonadenbildung 56.
Gonocyten 56.
Gonomeren 73, 104, 309, 373, 408.
Gottesanbeterin 167.
Granula 19, 71; -theorie 19.
Gregarinen 105, 357.
Grünalgen 101.
Gürteltier 259.
Gürtelzeichnung 314.
Gynephore Vererb. 335.
Gynodiöcisch 251.

Haarfarbe 224, 322.
Habitus 274, 314; Asthenischer H. 357 ff.
Habsburger, Familientypus 2, 325 f., 420.
Haeckel, Vererbungsgesetze 7.
Hämocyan 22.
Hämoglobin 22 f.
Hämophilie 335.
Häufigkeitspolygon 11, 277.
Hafer, Begrannung 239, 262, 285; Schwarze Farbe 244.
Hahnenfedrigkeit 247.
Hainschnecke 209, 216, 224.
Halbblut 200.
Halsring 285, 311.
Haploide Zahl 90, 98.
Haplonten 398.
Hauptwachstumslinien 299.
Hautgrübchen 195.
Hautwachstum 195, 298.
Heliozoen 102 (Fig. 66).
Helix-Bastarde 209, 216, 224.
Hemipteren, Samenbildung 82 (Fig. 56 bis 59), 358, 379 (Fig. 138); Chromosomenzahl 93; Geschlechtsbestimmung 379 ff.
Hemmungsfaktor 239, 262.
Herbstfärbung 230.
Hermaphroditismus s. Zwittertum.
Heterakis 381.
Heterochromosomen 82, 94, 343, 373, 401; H. und Geschlecht 378 ff.
Heterogam 276 (Anm. 1).
Heterogametisch 251, 381, 386.
Hetero-homöotypisches Schema 362.
Heterosis 418.
Heterotypische Teilung 78 (Fig. 48, 51), 362, 364.
Heterozygoten 215.
Hexaktinelliden 36 (Fig. 15).
Hieracium 375.
Hirsche, Erblichkeit 5; Abnorme Geweihe 5, 158, 247.
Histonalselektion 187.
Höhlentiere 144.
Homöotypische Teilung 79.
Homogametisch 251, 386.
Homomerie 245.
Homopolymerie 320.
Homozygoten 214.
Honigbiene, Befr. 68; Geschl. 258, 383; Samenbildung 383 f. (Fig. 140), 407; Kreuzungen 399.
Hormone 176.
Hühner, Ovocyten 345; Befr. 68; Transpl. 177; Trihybr. 219; Rückschl. 223; Geschl.-Begr. 254; Geschl.-Chrom. 382; Weiße F. 223; Andalus. 414; Sperberung 254, 306; Eifarbe 172; Seidenh. 223, 228f., 254, 307; Strupph. 307; Kämme 228 (Fig. 101), 306; Haube, Hernie 228; Schwanz, Extrazehe 229 (Fig. 102); Nasenloch 306; Fruchtb. 281, 418, 422; Gewicht 265.
Hyaloplasma 20.
Hybriden 198.
Hydatina 257, 278, 289.
Hydra 138, 278.
Hymenopteren, parasit. 55.
Hyperchimären 175.
Hyperdactylie 5, 334.
Hyperphalangie 334.
Hypophalangie 5, 332.
Hypophyse 326.
Hypostatische Faktoren 238.

Idanten 183, 367.
Ide 26, 182, 186.
Idiochromosomen 82, 380, 401.
Idiokinese 166.
Idiomeren 43, 346.
Idiophorie 166.
Idioplasma 118; I.-Kerntheorie 122.
Idiotypus 166.
Idiozom 60.
Iltis 287.
Immunität d. Getreides 231.
Inäquale Teilungen 289, 335, 403.
Inaktivitätsatrophien 143.
Indexhypothese 388.
Indianisierung 167.

Individualitätshypothese 341, 372.
Individualplasma 24.
Individualpotenz 416.
Individualzüchtung 418.
Individuelle Variabilität s. Kontinuierliche V.
Infektion (germ., intrauter., plaz.) 137.
Infektionskrankheiten 137.
Infusorien, Kernteilung 48 (Fig. 23); Konjugation 76, 180; Reifung 103 (Fig. 68); Metagame Teil. 103 (Fig. 69); Vererbung 113; Klone 278 (Fig. 108), 289.
Innere Sekrete 176.
Instabilität 414.
Instinkte 146.
Integration 412.
Interkinese 360.
Intersexualität 255, 390, 421.
Intraselektion 187.
Inzestzucht, Inzucht 416.
Isolationsprinzip 277.

Johannsen, Genotypenlehre 276.

Kälteaberrationen 151.
Kältefestigkeit 231, 308.
Kamelien 402.
Kammerer, Versuche mit Amphibien 153, 155, 167.
Kanarienvögel, Xenien 172; Kreuzungen 201, 224, 254; Scheitelfed. 414.
Kaninchen, Transplantation 177; Tyrosinase 301; Abzeichen 210; Schwarze K. 241; Holländer 222 f.; Himalaya-K. 221, 264; Langohren 245, 263, 287; Rückkreuz. 287; Hasen-K.-Bast. 199.
Kartoffel, Knospenvariationen 402.
Karyogamie 76.
Karyokinese 40, 120.
Karyomeren 43 (Fig. 19), 48, 346.
Karyoplasma 31, 32 (Fig. 14), 34.
Karyoplasmogamie 76.
Karyosom 345.
Katalysatoren 23.
Katze, Angorismus 226; Schwanzlosigkeit 142, 229; Dreifarbigkeit 248; Ovocyten 363 (Fig. 132); Heterochrom. 382.
Keimbahn 51, 116; Hauptstrecken 404, 406, 408.
Keimbläschen 59.
Keimesvariation 135.
Keimfleck 33.
Keimgut 1.
Keiminfektion 137.
Keimplasma, Kontinuität des K. 110, 116; Zerlegung 187; Erschütterung (Labilität) 223, 357.
Keimzellen 51, 116.
Keimzone 57.
Kern. Ruhender K. 31; Prinzipat des K. 34; Bedeutung f. d. Vererb. 122, 182; K. als Compositum 346.
Kerngerüst, -körper, -membran, -saft 31.
Kernplasmahypothese 398.
Kernplasmarelation 34, 130, 387 (Anm. 2), 412; -stoffwechsel 129, 194.
Kernsekrettheorie 33.
Kernteilung, direkte 46 (Fig. 21).
—, indirekte 40 (Fig. 17).
Kiemenloch 143.
Kinngrübchen 323.
Klone 277.
Knäuel s. Spirem.
Knospenvariationen 402.
Körperzellen 51, 115, 133.
Kohlweißling 157.
Kollateralen 16.
Kolloide 20, 21 (Anm. 1).
Koloradokäfer 164 (Fig. 83).
Kombinationen 284.
Komplexion 322, 422.
Komplex-verurs. Merkmale 301.
Kondition 136, 357.
Konduktor 335.
Kongenital 137.
Koniferen 311.
Konjugaten 73, 101, 105.
Konjugation d. Infus. 76; K. der Chromosomen 355, 368, 373.
Konjunktion 355, 364.
Konsanguinität 416.
Konstitution 136, 357.
Konstitutionelle Schwächung (Erschütterung) 159 ff., 357 f.
Konstitutionslehre 330, 423.
Kontinuierliche (flukt., indiv.) Variabilität 11, 274, 282. S. auch Artplasma u. Genotypus.
Kontinuitätshypothesen 109.
Kontraktion, zweite 357, 364.
Kopepoden, Urgeschlechtszellen 37 (Fig. 16), 80 (Fig. 52), 404; Diminution 55 (Fig. 28), 373, 383; Gonaden 56 (Fig. 29); Ovarium 56 (Fig. 30); Richtungskörperbildung 58 (Fig. 32); Diakinese 99 (Fig. 63); Befr. 70 (Fig. 45); Gonomerie 73 (Fig. 46); Chromosomen 43 (Fig. 18), 90, 94 (Fig. 61), 295, 343, 353 (Fig. 126), 361; Ba-

starde 94, 199; Reifung 358; Dreizellenstadium 404 (Fig. 147).
Kopulation 71; K. bei Einzelligen 76.
Korpuskularhypothese 190, 273.
Korrelation (korrelative Bindung) 272, 282, 420; Bruch d. K. 393, 422; Korrelationskoeffizient 421.
Krähenbastarde 199.
Krankheiten, erbl. 136, 336; abiotroph. 339.
Krebs (Carcinom) 338.
Kreuzungsnova 239, 240, 419.
Kryptomerie 241, 410.
Kryptorchismus 415.

Laburnum Adami 170, 174 f.
Längsspaltung, „sekundäre" 79, 354, 359.
Längsstreifung 298 f., 305.
Lamarcksches Prinzip 8, 133, 140.
Landkärtchen 164.
Latenz, latente Anlagen 176, 414; L. generelle Potenzen 154 f., 157.
Lathyrus, Farbe 230, 268; Rückschlag (Purpur) 211, 243; Pollen 267; Wuchs 230.
Lebenseinheiten 25.
Lebermoose 97 (Anm. 2).
Lebistes 392.
Lecithin 23.
Lein 231, 264, 272.
Leistungskern 26.
Leithaare 297, 306, 403.
Lepidosiren 360.
Leporiden 199.
Leptinotarsa s. Koloradokäfer.
Leptonema 356.
Leukodermie 223.
Leukotrichie 221.
Leuzismus 223.
Levkoien 230.
Lilium, Chromos. 43 (Fig. 18), 99 (Fig. 63); Doppelbefruchtung 75 (Fig. 47), 172; Doppelknäuel 374.
Limnocalanus 167, 286.
Linien, reine 277, 288.
Linin 31, 42.
Linum s. Lein.
Lipochrome 224.
Lipoide 22.
Löwenmaul (Antirrhinum) 230, 232, 244, 269, 314.
Lord Mortons Stute 172.
Luxurieren 204, 418.
Lychnis 248.
Lygaeus 84 (Fig. 57), 379 (Fig. 138).
Lymantria s. Schwammspinner u. Nonne.

Mäuse, giftfeste 152; Schwanzverlust 142; Farbenkreuzungen 210, 224, 235 ff., 241; Gelbe M. 221, 270, 304; Rotäugigkeit 304, 421; Rückschlag 242; Scheckung 222 f. (Fig. 99), 280; Erbformeln 298; Tanzmäuse 210, 229, 243; Reifung 358.
Mais, Verstümmelung 160; Xenien 171, 173, 217; Mais-Typus 208; Kreuzungen 204, 219 (Fig. 97), 230, 245, 375; Mosaikbild. 219 (Anm. 2), 402, 417; Selekt. Befr. 269; Abstammung 344, 376; Chromos. 344, 373, 376; Spaltung 407; Inzucht 417, 419; Korrelation 421.
Makrogameten 76, 103, 115.
Makrosporen 99.
Mannesstamm 325, 422.
Manöverierhypothese 346.
Mariesche Krankheit 340.
Maskulierung 247.
Matthiola s. Levkoien.
Maulesel, Maultier 200, 420.
Medicäer 3, 326.
Meerschweinchen, Samenfäden 65 (Fig. 38); Epilepsie 160; Alkoholisier. 161; Transplant. 177; Kreuzungen 220 (Fig. 98), 224, 242; Wildfarbe 242; Haarrosetten 226; Polydakt. 229.
Mehrlingsgeburten 324. S. auch Zwillinge.
Meiosis, meiotische Teilung 362, 406.
Melandrium 248.
Melanin 239, 302.
Melanismus 293, 308, 311.
Melanogen 237.
Melanoprotein 302.
Mendels Regeln 207; Bed. f. Tierzucht 413.
Mensch, Chromosomen 92; Fußsohle 145; Regeneration 193; Geschlechtsverh. 259; Geschl.-Chrom. 382; Mendelsche Vererbung 317; Luxurieren 204; Hautfarbe 320, 325; Albinismus 331, 336; Augenfarbe 320, 325, 327, 363; Haarfarbe 322, 325, 327; Haarform 307, 323, 325; Statur 323, 325; Schädel, Gesicht, Nase 324; Hinterhaupt 328; Anomalien, Krankheiten 330; Psych. Eig. 4.
Merogonie 121, 348.
Metagame Reife 105.
Metameroide Zeichnung 222, 297, 305.
Metaphasen 41.
Metastruktur 25.
Metasyndese 357.
Miastor 55.

Micellen 118.
Mikrochemie 21.
Mikrogameten 76, 103, 115.
Mikromelie 332.
Mikropylen 67.
Mikrosporen 99.
Mirabilis, Tapetenzellen 47 (Fig. 25); Kreuzungen 208 ff. (Fig. 90), 230; Mutationen 285; Sordago 231, 262, 285.
Mischlinge 198.
Mitochondrien 21, 60, 64, 71, 127 (Fig. 79), 383.
Mitose 40.
Mittelstück 59, 65.
Mittelwert 13.
Mneme, mnemisch 146, 148.
Modifikationen 135, 165, 167, 263.
Moleküle, Teilbarkeit 26.
Molge s. Triton.
Mongolen 324, 328.
Monocytogonie 50, 398.
Monogonie 51.
Monohybriden 216, 368.
Monosom 82, 378.
Monospermie 68.
Morgans Lokalisationstheorie 390.
Mosaikbastarde 201, 219 (Anm. 2), 402.
Mosaikeier 194.
Mulatten 245, 320.
Musikalische Begabung 4, 324.
Muskelatrophie 326.
Mutationen 274, 285, 311, 414; Retrogressive, degressive M. 235, 275, 285, 415; Progressive M. 262, 275.
Mutationstheorie 274.
Muttermale 300.
Myoklonie 319, 340.
Myxosporidien 47, 73.

Nachtblindheit 326.
Nachtschatten 173.
Nägeli, Idioplasma 118.
Naevi 300.
Nagelfleck 225.
Nager, Farbe 224, 237 f.
Narcissus 294.
Nebenidioplasma 103.
Nebenkern 60, 71.
Nektarinen 402.
Nematoden, Geschlecht 381.
Neoepigenetiker, Neo-Evolutionisten 190.
Nervensystem, Krankheiten 339.
Netzwerk, genealog. 15.
Neubildungen s. Geschwülste.
Non-disjunction 392.
Nosema 137.
Nucleine, Nucleinsäure 22 f.
Nucleolen 31, 33.
Nucleoproteide 22 f., 33.
Nucleus 31.

Oenothera Lam. 275; gigas 294; rubrinerv. 269; Zwillingsbastarde 275; reziproke, doppeltreziproke B. 276; Pollenb. 358; Konj. 375 f.; Chromos. 390.
Oligochromosomal 373, 401, 411.
Oligopyren 67.
Oo-Apogamie 91.
Oocyten (Ovoc.), Oogenese (Ovog.), Oogonium (Ovog.) 57.
Organbildende Substanzen 126.
Orthonothi 204.
Osmia 383.
Ovarien 57; Transpl. 176; Implant. 247.
Oxalis 407.

Pachynema 356.
Pädogenesis 51.
Panaschierung 174, 230, 289, 402, 411.
Pandorina 28 (Fig. 10), 114 (Fig. 73).
Pangene 25, 189, 274.
Pangenesis 108, 133; Intrazell. P. 188, 236.
Panmixie 145.
Papilio Machaon 167; P. Memnon 256.
Parallelaktivierung 155.
Parallelinduktion 150; bisplasmat. 151, 154; indirekte 154; prädeterm. 162; reine 154; somatisch-phys. 153 f.
Parallelkonjugation 361, 370.
Parallelreduktion 157.
Paramaecium, Reifung, metagame Teil. 103; Monogonie 181; Variabilität 167, 279 (Fig. 108), 289 (Anm. 1).
Parasyndese 361.
Parthenogenesis (Parthenogonie) 51, 74, 91, 180; Zahl der Richtungskörper 59, 183; Künstliche P. 74, 91, 130, 205, 348; Chromosomen bei P. 91, 382.
Partialmutationen 275, 285.
Pébrine 137.
Pediculopsis 257, 346.
Pelargonien 174, 402, 411.
Peptone 22.
Periklinalchimären 175.
Persianer 227.
Personalselektion 187.
Perückengewcih 247.

Pferde (s. auch Equiden), Farbenkreuzungen 209, 216, 223 f.; Isabellen 221; Tigerschecken 298; Abzeichen 305; Kruppe 146; Vollblut 146.
Pferdespulwurm s. Ascaris.
Pfirsiche 402.
Pfropfbastarde 170, 173.
Phacochoerus 145.
Phänanalyse 293.
Phänogenetik 292.
Phänotypus 277.
Phanerogamen, Befruchtung 75, 120; Dopp. Befr. 75, 122.
Phragmites 294.
Phycomyces 231, 399 f.
Phylloxera, Geschlecht 257, 388 f.; Chromosomen 382 ff.; Gen.-Wechsel 385.
Pictet, Versuche 159.
Pigmentierung 301.
Pisum s. Erbse.
Pitcairn 320, 417.
Plasmamoleküle s. Biomol.
Plasmodien 29 f.
Plasmosomen 33, 127.
Plastin 33.
Plastochondrien 71, 127.
Plastosomen 127.
Pleiotrop 314.
Pluripotenz 130, 135, 154, 311, 390, 408, 415.
Polarität des Eies 124 ff.; der Zelle 403.
Polkerne 75.
Pollenbildung 75.
Pollenmutterzelle 75, 99.
Polstrahlung 43.
Polychromosomal 373, 411.
Polydaktylie 229 (Fig. 102), 334.
Polyembryonie 259.
Polyhybriden 216, 370, 411.
Polymerie 245, 264, 271, 288, 309.
Polymorphismus 256.
Polyommatus (Feuerfalter) 150, 164.
Polyspermie 68 f.
Polzellen der Dipteren 51.
Populationen 11, 277.
Postgeneration 194.
Postreduktion 358.
Potenz der Faktoren 255.
Potenzen s. Latenz.
Potenzschatz 311.
Präformation im Keim 124.
Präformationstheorie 191.
Prämeiotisch 363, 406.
Präponderanz 326
Präreduktion 358.
Prävalenzregel 208.
Primula sinensis 229, 267, 272, 294.
Probandus 14.
Prochromosomen 345, 363.
Progame Bestimmung 250, 256 f., 388.
Prognathismus inferior 2.
Prohibition 269.
Prophasen 40, 342.
Proteinstoffe 22.
Prothallium 99; -lehre 100, 105.
Protoplasma 18; Aggregatzustand 20; Spezifität 23; Architektonik 25, 119; Teilbarkeit 26.
Pseudoamitosen 48 (Fig. 24).
Pseudogamie 204.
Pseudoheredität 137.
Pseudonothi 204.
Pseudoreduktion 356.
Psychische Neuerwerbe 140, 146.
Ptolemäer 416.
Pygaera 203, 231, 374 f.
Pyramidenpappel 160.

Quagga 172.
Qualitätshypothese 386.
Quantitätshypothese 387.
Querkerbe 353 ff., 358, 360.
Quételetsches Gesetz 11, 275, 277.

Rädertiere 180, 183, 257, 388, 406.
Rakelhuhn 199, 302 (Anm. 1).
Radiolarien, Variationspolygon 11 (Fig. 4); Intrazell. Sprossung 30 (Fig. 12); Karyoplasma 32 (Fig. 14); Dreigliederung 35; Kernteilung 46 (Fig. 22); Skelett 36 (Fig. 15), 128 (Fig. 80), 283 (Fig. 109); Chromosomen 46 f. (Fig. 22), 80 (Fig. 55), 87, 92, 345 (Fig. 124), 348, 364, 373; Teilung 113; Variabilität 283 f. (Fig. 109); Transversionen 408.
Radiumversuche 74, 205.
Rassenfixierung, -verbesserung 418.
Rassenhygiene 423.
Rassenmerkmale 310, 315.
Ratten, Scheckung 280, 288; Steinachs Versuche 247; Inzucht 417.
Reaktionsnorm (Reaktionsfähigkeit) 137, 154, 272.
Rebe 230.
Reblaus s. Phylloxera.
Reduktionsproblem 351; -modi 359 (Fig. 131).
Reduktionsteilung 183, 358, 372, 400.
Reduplikation 268, 403.
Regeneration 135 (Anm. 2), 192.
Regenpfeifer 313.

Regenwurm 177.
Regressionsgesetz 10.
Reh 5, 247 (Anm. 3).
Rehoboths 320, 323 f., 417.
Reifungsperiode 57.
Reifungsteilungen 57; Verbr. u. Bed. 97, 367; R. als rud. Sporenbildung 105.
Reine Linien 11, 277, 280, 288, 418.
Reinheit der Gameten 212, 368, 372, 398, 410.
Remaksches Schema 46.
Repulsion der Chromosomen 203 f., 375; R. der Gameten 226; R. der Faktoren 252 ff.
Reserveidioplasson 193.
Rezessive Merkmale 208; Feststellung solcher 318.
Rezessiven-Überschuß 318.
Rhodites 91, 180.
Ribes 204, 374.
Richtungskörper 59; b. d. Samenbild. 383 f.
Riesenwuchs 294 f.
Rinder, Hornlosigkeit 228; Korrelationen 421; Gürtelzeichnung 222, 268; Schimmelung 224; Simmentaler 421.
Rotatorien 180, 183, 388.
Roux, Kampf der Teile 187.
Rückkreuzung 215 (Fig. 95, 96); Mehrfache R. 286.
Rückschlag s. Atavismus.
Rückschlagsgesetz 10.

Sacculina 248.
Sagitta 55, 357, 404.
Salamandra, Samenbildung 60 (Fig. 33); Befr. 68; Heterotyp. Teilung 78 (Fig. 48), 81, 354 (Fig. 128); Chromosomen 92; Umweltwirkung auf Farbe 153, auf Entwickelung 155 (Fig. 82); Epidermiszellen 341 (Fig. 121).
Samenbildung 57.
Samenfäden, -zellen 59, 63, 65; gekoppelte 65; dimorphe 65.
Samenmutterzellen 57.
Samenpatronen 63, 67.
Sammelchromosom 90, 92.
Saturnia-Bastard 201, 263.
Schädel 319.
Schafe, Schwanz 142 f., 229; Farbe 222 f., 414; Karakulschafe 227, 229; Wensleydale 414; Hornlosigkeit 228, 248; Fagopyrismus 421.
Scheckung 222, 238, 314; S. der Neger 320.
Scheinreduktion 356.
Scheinvererbung 137.
Schizochroismus 224.
Schizogonie 50.
Schmetterlinge, Reifung 358, 360; Diminution 53; Melanismus 225; Zeichnung 300; Heterogamie 382, 386.
Schwammspinner 159, 178, 255, 258, 263, 295, 390.
Schweißdrüsen 339.
Seeigel (Echiniden), Polarität 124 (Fig. 75); Befruchtung 69 (Fig. 42, 44), 71; Furchung 44 (Fig. 19); Bastardierung 121, 128, 130, 202, 205; Chromosomen 89, 343 (Fig. 123), 381; Dispermie 347; Vererb. Richt. 122 (Anm. 1); Geschlecht 381.
Seidenraupe 137, 225; Fibroine 24.
Seidenspinner 399.
Seitenketten 27, 158, 273.
Sektorialchimären 175; bei Federn 306.
Selbststerilität 24.
Selektionstheorie 144, 282; Künstliche Selektion 280, 418.
Selektionsversuche 286.
Sensible Periode 164.
Serumversuche 24.
Sexualverhältnis 259.
Simocephalus 289.
Sippschaftstafel 15.
Smerinthus 203, 375.
Solanum tubingense 173 ff., 295.
Somatische Induktion 134, 140, 165.
Somatische Spaltungen 401.
Somazellen (somatische Z.) 51, 115.
Sordago 231, 262, 285.
Spaltungsregel 211.
Spermakern, -strahlung 70.
Spermatiden 59.
Spermatocyten 57.
Spermatogenese 57; der Hemipt. 83 (Fig. 56—59).
Spermatogonien 57, 91.
Spermatophoren 63, 67.
Spermatosomen 65.
Spermatozoide 75.
Spermatozoon, Spermium 59, 63.
Sphäre 43, 60, 70.
Sphaerocarpus 382, 401.
Sphodromantis 167.
Spindelrest 60, 384.
Spirem 40; Kontinuierl. Sp. 356 (Fig. 130). 363.
Spirogyra 101, 295, 364.
Spitzenstück 60, 65.
Sporenbildung, rudimentäre 105.

Sporogonie 50.
Sporophyt 99.
Sports 414.
Stachelbeerspanner s. Abraxas.
Stammbaum, -tafel, -vater 14.
Stammzellen 51.
Standardabweichung 13.
Standfuß, Versuche 151, 154, 198.
Status degenerativus 357.
Steironothi 203.
Sterilisierung 424.
Stigmen 357.
Stirnlocke 332.
Strepsinema 356.
Streuung 13.
Stylonychia 113 (Fig. 72), 289.
Subdiöcisch 251.
Symbionten 138.
Symmixis 360, 370, 394.
Synapsis 98 (Fig. 62), 356, 361 f., 395.
Syncytien 30, 35, 38, 57.
Syndesis 355.
Synergiden 75.
Syngame Bestimmung 250, 256 f.
Synizesis 356.
Synkaryon 71.
Syphilis 138.

Tabak 166, 197, 420.
Tachea s. Helix.
Tagpfauenauge 152, 158.
Tanzmaus 229, 243.
Tapetenzellen 48 (Fig. 25).
Tauben-Bastarde 200, 204, 223, 254, 264, 373, 389 f.; Geschlecht 257, 389; Federfarbe 302, 303.
Telegonie 172.
Teleutosyndese 360.
Telophase 41, 342.
Terriers 222.
Tetraden s. Vierergruppen; -teilung 97.
Tetraploidie 294.
Thysanozoon 45 (Fig. 20).
Tierzucht 413.
Tigerpferde 283.
Tokonothi 203.
Tomate 173.
Totalmutationen 275, 285.
Towers Versuche 164 (Fig. 83), 166.
Tragamme 176.
Transfusion 24.
Transversionen 130, 176, 408.
Treppenpolygon 12.
Trihybriden 219.
Triticum, Chromos. 93 f.; siehe auch Weizen.
Triton (Molge), Spermium 66 (Fig. 37); Doppelbild. 194; Transpl. 177.
Trophoplasma 118.
Trypanosomen 138, 168.
Tuberkulose 16, 138, 339.
Tyrosin, Tyrosinase 238, 301.

Ubiquität d. Merkm. 311.
Überkreuzungsfiguren 79 f., 82 (Fig. 55), 98 (Fig. 63).
Überreife 258, 385 f.
Übung 143.
Umstimmung 130, 176.
Unabhängigkeitsregel 216.
Uniformitätsregel 208; Ausnahmen 263.
Unreine Spaltung 265, 309, 320.
Unsterblichkeit der Keimzellen 115.
Urchromosomen 54.
Ureizellen 57.
Urgenital-, Urgeschlechts-, -mutter-zellen 53, 404; Urgeschlz. d. Wirbelt. 55 (Anm. 4).
Ursamenzellen 57.
Ursomazellen 53.
Urtica 230.

Valenz der Faktoren 255, 411.
Vanessa, Temperaturversuche 151 (Fig. 81), 155, 157.
Variabilität, kontin. (flukt., indiv., gleitende) 11, 263, 274, 282; transgressive 264.
Variationen s. Abänderungen.
Variationslehre, -statistik 11.
Variationspolygon 11, 277.
Variegata-Form 219 (Anm. 2), 230.
Vegetative Spaltungen 174, 219 (Anm. 2), 289, 402, 411.
Vegetative Vermehrung 50, 192.
Vererbung, Begriff 1; Doppelproblem der V., V. erworb. Eig. 107; Konservative, progressive, homochrone, homotope, homologe V. 8, 339; Fakultativ-identische (Teil-) V. 159, 337.
Vererbungscytologie 18.
Vererbungsmonopol des Kerns 122, 372.
Vererbungsregeln, Haeckel 8; Galton 9; Mendel 207; entw.-gesch. V.-regel 303; Zusatz 308; Völkerkundl. Formulierung 327; Medizinische F. 357.
Vererbungssubstanz 118, 190.
Verjüngung des Keims 180.
Verkoppelung 420.
Verletzungen 142.
Verlustmutanten, -mutationen 224, 285.

Versehen der Schwangeren 148.
Versonsche Zelle 57.
Verstümmelungen 142.
Vicia faba 361.
Vierergruppen 79 (Fig. 49), 81 (Fig. 54), 352 ff. (Fig. 129).
Vilmorinsches Prinzip 277.
Völkerkunde 327, 423.
Volvocineen, Volvox 28, 114 f.
Vorknorpelplatte 333 (Fig. 118).
Vries, de, Mutationstheorie 274.

Wabentheorie 19.
Wachstumsperiode 57.
Wangengrübchen 323.
Warzenschwein 145.
Wasserflöhe s. Cladoceren.
Wasserfrosch, Geschlecht 258, 385.
Wassersalamander s. Triton.
Weiblichkeitsfaktor 252, 255, 387.
Weidenbastarde 200, 231.
Weismann, Vererbungslehre 107, 180; Kontinuitätslehre 112.
Weizen, Kornfarbe 244; Bart 230; Frühreife 231; Winterfestigkeit 231 (Anmerk. 5); Rost 245; Chromosomen 94; W. × Aegilops 199, 344, 375.
Wespen, Samenbildung 383 f. (Fig. 141), 407.
Wettiner 3, 326.
Wicke, großblumige (spanische) s. Lathyrus.
Wikstroemia 376.
Wildfarbe, -grau 223, 241, 304.
Winterfestigkeit 231, 308.

X-Element 378.
Xenien 170, 172.
Xylocopa 383.

Yankeesierung 167.
Y-Element 380.

Zahlenverhältnisse, unregelmäßige 265, 304.
Zea s. Mais.
Zeichnung der Wirbeltiere 297, 305, 403.
Zellen-, -staatlehre 28.
Zellteilung 40.
Zelluläre Gliederung 35.
Zentralkörper 43.
Zentralspindel 44.
Zentrifugierung 53, 126.
Zuckererbse, Xenien 171, 176; Rückschlag 212, 243.
Zurückdifferenzierung s. Entdiff.
Zusammengesetzte Merkmale 242, 272, 303.
Zuwachsgeschwindigkeit 269.
Zweijährigkeit 231.
Zwergwuchs 230, 295.
Zwillinge, eineiige (identische) 259, 320, 323, 368; zweieiige 324, 368.
Zwillingsbastarde 275.
Zwittertum, latentes 249, 390; Geschlechtsbestimmung 384 f., 402.
Zygonema 356.
Zygote 61, 213.

Berichtigungen.

S. 9, Anm. 2: zu streichen „Bd. 7".
S. 92, Z. 9 von unten lies: „70" statt „77".
S. 149, einzufügen hinter Plate: Rignano, E., Über die Vererbung erworbener Eigenschaften, Hypothese einer Zentroepigenese. Leipzig 1907.
S. 162, Z. 5 von unten lies: „Verh. D. Zool. Ges." statt „Ebenda".
S. 174, Z. 13 von oben (Anfang des Absatzes) lies: „Die" statt „Diese".
S. 203, Z. 2 von unten lies: „Smerinthus" statt „Smeriathus".
S. 205, Z. 15 von unten lies: „56" statt „16".

2.Am.146.
Allgemeine vererbungslehre. 1921
Countway Library BEB7616
3 2044 045 641 552

2.Am.146.
Allgemeine vererbungslehre. 1921
Countway Library BEB7616
3 2044 045 641 552